

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ZUR ONTOGENIE DES HABITAT-
WAHLVERHALTENS DER HECKENBRAUNELLE (PRUNELLA MODULARIS)
UND DES TEICHROHRSÄNGERS (ACROCEPHALUS SCIRPACEUS)

INAUGURALDISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

Vorgelegt 1985 am Fachbereich Biologie der Freien Universität

Berlin

von

HANS-WILLY LEY

geb. 20.04.1948

in Bendorf / Rhein

1985



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548822_0022

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ZUR ONTOGENIE DES HABITAT-
WAHLVERHALTENS DER HECKENBRAUNELLE (PRUNELLA MODULARIS)
UND DES TEICHROHRSÄNGERS (ACROCEPHALUS SCIRPACEUS)

INAUGURALDISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

Vorgelegt 1985 am Fachbereich Biologie der Freien Universität

Berlin

von

HANS-WILLY LEY

geb. 20.04.1948

in Bendorf / Rhein

1. Referent: Prof. Dr. B. Schricker

2. Referent: Prof. Dr. G. Thielcke / Dr. B. Leisler

Tag der mündlichen Prüfung:

D a n k s a g u n g

Herrn Prof. Dr. B. Schricker danke ich für die gewährte Unterstützung sowie für Diskussionen und anregende Gespräche während meiner Aufenthalte in Berlin.

Allen Mitarbeitern der Vogelwarte Radolfzell gilt mein besonderer Dank, allen voran Dr. B. Leisler, der mir auch das Thema überließ. Seine Anregungen und Ratschläge in zahlreichen Diskussionen waren eine wertvolle Orientierungshilfe; darüberhinaus entwickelte sich ein freundschaftliches Verhältnis, das sich gedeihlich auf meine Arbeit an der Vogelwarte auswirkte.

Für die technische Hilfe beim Bau der Versuchsanlage, bei Nestersuche, Jungenaufzucht etc. danke ich Frau L. Weidele, Frau S. Maaß, K.H. Siebenrock, K. Wüstenberg und J. Beckert.

Nicht zuletzt danke ich Herrn Dr. H. Winkler (Institut für Limnologie, Mondsee, Österreich) für Beratungen und Hilfe bei statistischen Problemen.

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

1. Einleitung und Problemstellung	5
2. Material und Methode	18
3. Ergebnisse und Diskussion der Habitatwahlversuche	29
3.1. Habitatwahlversuche mit Heckenbraunellen	29
3.2. Habitatwahlversuche mit Teichrohrsängern	33
4. Allgemeine Diskussion	44
5. Zusammenfassung	53
6. Literaturverzeichnis	55
7. Lebenslauf	62

1. Einleitung und Problemstellung:

Für Organismen, die zum Ortswechsel befähigt sind, ist es von existentieller Bedeutung, solche Ortstypen zu erkennen und aufzusuchen, die ihnen mit größtmöglicher Wahrscheinlichkeit geeignete Lebensgrundlagen bieten. Entsprechende Ortstypen bilden die Lebensräume dieser Organismen, wofür die Begriffe Habitat und Biotop oftmals synonym verwendet werden. Vielfach dient aber die Bezeichnung Habitat zur Kennzeichnung und Beschreibung des Lebensraumes nur einer Art, im Gegensatz zum Begriff Biotop, worunter der Lebensraum einer ganzen Biozönose verstanden wird (BERNDT und WINKEL 1978; OSCHKE 1973).

Präzise Definitionen des Habitatbegriffs liefern u.a. FRETWELL (1972) und PARTRIDGE (1978).

PARTRIDGE (1978) definiert das Habitat einer Art als die Summe biotischer und abiotischer Faktoren, welche die charakteristische Beschaffenheit des Ortes ausmachen, an dem eine Population einer bestimmten Art lebt.

Nach FRETWELL (1972) bezeichnet der Begriff Habitat jeden Teil der Erdoberfläche, der einer Art zeitweise oder dauernd Lebensraum in einem Dichteverhältnis größer als Null bietet. Dabei gilt, daß gleiche Habitate in ihren wesentlichen physikalischen und biotischen Parametern übereinstimmen und die Fitness eines zufälligen Phänotyps einer bestimmten Art an allen Stellen identischer Habitate gleich ist.

Umgekehrt weisen unterschiedliche Habitate Unterschiede hinsichtlich der relevanten Habitatparameter und somit auch Unterschiede in bezug auf die Fitness der dort ansässigen Populationen auf (FRETWELL 1972).

Effiziente Ressourcennutzung des Lebensraumes basiert neben morphologischen und physiologischen Anpassungen des Organismus auf einem präzisen Habitatwahlverhalten. Bei dispergierenden Organismen führt der Prozeß der Habitatwahl zu einer Verteilung der Individuen entlang eines Habitatgradienten. Die Individuen wählen, indem sie verschiedenen Habitaten ausgesetzt sind, durch Vergleich "aktiv" ihre Wohnorte aus (z.B. FRETWELL 1972; HILDEN 1965; LACK 1944,1949; PARTRIDGE 1978; SVÄRDSON 1949).

Daß Vögel als dispergierende Organismen sehr präzise Habitatwahlen treffen, belegen eine Vielzahl von Untersuchungen (z.B. ALBERS 1978; BAIRLEIN 1981; CATCHPOLE 1974; CODY und WALTER 1976; FRETWELL 1972; HEBRAD 1978; HILDEN 1965; JILKA und LEISLER 1974; KLOPPER 1963,1965; KLOPPER und HAILMAN 1965; LACK 1933,1944,1949; LEISLER 1975,1977,1981; PARTRIDGE 1974,1976a,1976c,1978,1979; SVÄRDSON 1949).

Bei der Betrachtung der für eine Habitatwahl relevanten Reizparameter empfiehlt sich eine Einteilung in "ultimate und proximate factors" (z.B. BAKER 1938; KLOMP 1953; LACK 1949). Dabei sind die ultimate factors die mittelbar wirkenden Umweltstimuli, zu denen HILDEN (1965) die strukturellen und funktionellen Bedürfnisse einer Art an den Lebensraum, die Schutzwirkung des Lebensraums gegenüber Feinden und Witterungseinflüssen sowie Art und Menge verfügbarer Nahrung rechnet. Sie gelten als Selektionsfaktoren des Verhaltens, die das Verhalten eines aktuellen Organismus mittelbar bestimmen (FRETWELL 1972).

Die proximate factors, die als unmittelbar und direkt wirkende Außenreize das Verhalten in der Regel auslösen, brauchen für sich genommen, im Gegensatz zu den ultimate factors, keine biologische Valenz zu besitzen. HILDEN (1965) zählt u.a. Charakteristica des Landschaftsraumes, wie Höhe,

Farbe und Struktur der Vegetation (Vegetationsphysiognomie; Habitatsgestalt oder "niche-Gestalt", JAMES 1971), aber auch soziale Faktoren (Artgenossen, artfremde Individuen) zu diesen Auslösern. Bei der phylogenetischen Entwicklung des Habitatwahlverhaltens bzw. der Entwicklung der Habitatnische (vgl. den Begriff Ökon, MAUERSBERGER 1978) mußten daher ausgehend von praeadaptiven morphologischen, physiologischen und ethologischen Strukturmerkmalen, also ausgehend vom aktuellen teleonomischen Niveau des Organismus, ganz bestimmte proximate und ultimate factors miteinander verknüpft werden. Dabei wirkten die ultimate factors auf die Organismenstruktur zurück, indem sie als Selektionsfaktoren über den Evolutionsprozeß zur erblichen Basis des Habitatwahlverhaltens führten (FRETWELL 1972).

Anhand der proximate factors erkennt das Individuum einer Art den geeigneten Lebensraum, an den es angepaßt ist und der die ultimate factors bietet, die es zu seiner Existenz benötigt.

Bei Vögeln können jedoch auch vielfach die mittelbar wirkenden Faktoren unmittelbar wirksam, also reaktionsauslösend für die Habitatwahl werden (Übersicht: IMMELMANN 1973).

Da der aktuelle Organismus als offenes System auch ein informationsverarbeitendes System ist, sollten bei der ontogenetischen Entwicklung des Habitatwahlverhaltens auch individuelle Erfahrungen auf der Grundlage phylogenetischer Anpassungen in verschiedener Weise wirksam werden. Folgt man den Überlegungen und der Terminologie JACOBS (1981), so ist die klassische "Dichotomie" des Verhaltens in "angeborenes" und "erworbenes" Verhalten, die u.a. auf der Annahme einer

bimodalen Verteilung von I ¹⁾ in den Populationen beruht, aufzugeben (1. Gipfel liegt bei $I = 1$ = angeborenes Verhalten; 2. Gipfel liegt bei $I = 0$ = erworbenes Verhalten; der dazwischenliegende Bereich wird vernachlässigt).

Bislang wird vielfach ein Merkmal als angeboren bezeichnet, wenn es von einer konditionierenden Umwelt potentiell nicht modifiziert werden kann (siehe auch CASSIDY 1979; WADDINGTON 1975).

Umgekehrt wird ein Merkmal als erworben bezeichnet, wenn das sich ändernde Merkmal vollständig mit der geänderten Umwelt korrespondiert. JACOBS (1981) quantifiziert den Begriff "Angeborenheit" eines Merkmals, indem er das Ausmaß seiner Modifizierbarkeit durch den Koeffizienten I festlegt (siehe Fußnote 1); gleichzeitig stellt er eine Beziehung zu der Erbllichkeit des Merkmals her. Er zeigt dabei u.a. eine unimodale Häufigkeitsverteilung von h^2 ²⁾ und I sowohl für morphologische, stoffwechselphysiologische und verhaltensphysiologische Merkmale in den Populationen auf, wobei der Gipfel bei mittleren Erbllichkeitswerten bzw. mittleren Werten der Angeborenheit liegt, so daß die Einteilung in "angeboren" und "erworben" als nicht sinnvoll erscheint.

- 1) I = Index der "Angeborenheit" (innateness) eines Merkmals; Maß für die Unempfindlichkeit eines Merkmals gegenüber einer potentiell konditionierenden Umwelt ($0 \leq I \leq 1$); Angeborenheit ist die Funktion der nicht genetischen Merkmalsvariabilität oder Modifikabilität (V_E) und der Umweltvariabilität (V_C):

$$I = \frac{V_C}{V_E + V_C} \quad (1)$$

Die Merkmals- und somit auch die Verhaltensunterschiede sind danach vielmehr gradueller Natur. In eine ähnliche Richtung weisen auch die aus der Informationstheorie entlehnten Begriffe des "geschlossenen" bzw. "offenen Programms".

Verhaltensweisen mit einem hohen Grad an Angeborenheit, also mit I-Werten nahe 1, liegen demnach geschlossene genetische Programme zugrunde, umgekehrt werden Verhaltensweisen mit hoher Modifikabilität gegenüber Umwelteinflüssen von offenen Programmen gesteuert (z.B. MAYR 1964, 1974).

Das Größenverhältnis der Angeborenheit (I) und der Erbllichkeit (h^2) eines bestimmten Merkmals ist dabei grundsätzlich vom Verhältnis der Umweltvariabilität (V_C) und der genetischen Variabilität in der Population (V_G), also vom Quotient V_C/V_G (siehe Fußnote 2, Formel 3) abhängig. Allgemein gilt: je variabler die potentiell konditionierende Umwelt ist, desto geringer ist die Erbllichkeit eines Merkmals unter gleichen genetischen Bedingungen und vice versa (JACOBS 1981).

$$2) \quad h^2 = \text{Heritabilitätsindex: } h^2 = \frac{V_G}{V_G + V_E} \quad (2)$$

Aus (1) und (2) folgt:

$$h^2 = \frac{1}{1 + V_C/V_G (1/I - 1)} \quad (3)$$

Erblichkeit eines Merkmals ist demnach die Funktion seiner Angeborenheit (I) der genetischen Variabilität der Population (V_G) und der Umweltvariabilität (V_C). Während I am Einzelindividuum bestimmt werden kann, ist h^2 eine Eigenschaft der Population, d.h. zur empirischen Ermittlung von h^2 sind immer mehrere Individuen erforderlich.

Allerdings werden in diesem Modell nur vollentwickelte Merkmalskomplexe betrachtet, deren Ontogenie wird jedoch nicht berücksichtigt. Der modifizierende Umwelteinfluß während der ontogenetischen Entwicklung wird als spezielle Komponente der Umweltvariabilität (V_C) aufgefasst (JACOBS 1981).

Somit erscheint für die Ontogenie des Habitatwahlverhaltens und der daran beteiligten Mechanismen ungeachtet der Reaktionsbreite des vollentwickelten Merkmalskomplexes zunächst folgende Annahme berechtigt: die Entwicklung morphologischer, physiologischer und ethologischer Strukturmerkmale kann unabhängig voneinander erfolgen; eine Angleichung zu einem formkonstanten Komplex, passend zu einem bestimmten Habitatparameter, erfolgt beim jungen Individuum auch dann, wenn dieser Habitatparameter fehlt, im Prozeß der Selbstdifferenzierung. Normalerweise verstärken aber sensorische wie motorische Eigenerfahrungen des Individuums, die im Umgang mit der artspezifischen Umwelt gemacht werden, die Entwicklung ganz bestimmter Habitatpräferenzen (z.B. Lernen durch Versuch und Irrtum).

Andererseits ist denkbar, daß für eine Angleichung von Morphologie, Physiologie und Verhalten Interaktionen mit der artspezifischen Umwelt obligatorisch werden. Erst während einer Erkundungsphase in der frühen Ontogenie entwickeln Junge ein für ihre Ausstattung optimales Verhalten. Entweder wird dabei, der Strukturnorm des Organismus entsprechend, die Habitatwahl infolge einer Verschränkung von Morphologie und Verhalten zunehmend eingeengt, oder sie wird auch beim erfahrenen Individuum plastisch bleiben, indem der Einfluß einer ganzen Reihe von Umweltvariablen (V_C) mit korrespondierenden Verhaltensänderungen (V_E) beantwortet wird.

Dies sollte insbesondere bei migratorischen Organismen (Vögel) von Bedeutung sein, die zu bestimmten Jahreszeiten unterschiedliche Lebensräume besiedeln (FRETWELL 1972) bzw.

bei solchen Arten, die ihre Lebensräume ständig erweitern (z.B. PEITZMEIER 1949,1952; PEUS 1951).

Überdies können unabhängig von diesen entwickelten Annahmen insbesondere bei Vögeln bestimmte Prägungsphänomene im Sinne von Biotop- oder Umgebungsprägungen wirksam werden, die dazu führen, daß viele Individuen für ihre Fortpflanzung solche Habitate aufsuchen, die in wesentlichen Faktoren ihrem Geburtsort bzw. dem Ort des Selbständigwerdens ähneln (z.B. BERNDT und STERNBERG 1969; BEZZEL 1977; CATCHPOLE 1972; KLOPFER und HAILMAN 1965; IMMELMANN 1975; LÖHRL 1959; PEITZMEIER 1942; WIENS 1972).

Für das Wirksamwerden eines gegenüber der Umwelt "starren" Programms bei der ontogenetischen Entwicklung des Nahrungssuch- und Nahrungsaufnahmeverhaltens (foraging and feeding behavior) bei Vögeln gelten die Untersuchungen von PARTRIDGE (1974) an Meisen (*Parus spp.*) und PARTRIDGE (1976a,1976c, 1979) an Blaumeisen (*P. caeruleus*) und Tannenmeisen (*P. ater*). Unter identischen Bedingungen handaufgezogene Blau- und Tannenmeisen zeigten, ohne Erfahrungen mit ihren artgemäßen Habitaten gemacht zu haben, im Verhaltensexperiment signifikante artspezifische Unterschiede in der Lokomotion, im Nahrungssuchverhalten, in der Häufigkeit der Fluginsektenjagd (hawking) sowie in der Geschicklichkeit im Umgang mit künstlichen Futterplätzen.

Die unterschiedlichen Futtersuchtechniken der beiden Arten sind angepaßt an das spezifische Nahrungsangebot der jeweiligen Habitate und werden vom Jungvogel auch ohne frühkindliche Erfahrungen mit dem artgemäßen Habitat und ohne zeitliche Verzögerung entwickelt.

Andere Untersuchungen von PARTRIDGE (1976b) sind Indizien für die Bedeutung der individuellen Erfahrung bei der Entwicklung eines foraging behavior. Danach zeigten Kohlmeisen (*P. major*) eine individuelle Bevorzugung von unterschiedlich konstruierten Futtergefäßen. Diese Bevorzugung resultierte aus der individuellen Erfahrung mit den einzelnen Gefäßen während einer längeren Trainingsphase und war korreliert mit der unterschiedlichen Geschicklichkeit beim Nahrungserwerb, die im Umgang mit den Futtergefäßen von den einzelnen Versuchstieren erworben wurde.

Die Untersuchungen von KLOPPER (1963) sowie von KLOPPER und HAILMAN (1965) zur Entwicklung der Habitatpräferenz der Gesellschaftsammer (*Spizella passerina*; *Emberizidae*), einem nearktischen Nadelwaldbewohner, betonen neben einer angeborenen Komponente den Einfluß der individuellen Erfahrung bei der Modifizierung dieser Präferenz. Adulte Wildfänglinge dieser Art zeigten nach einer Eingewöhnungsphase in Wahlversuchen ebenso wie unter Kaspar Hauser Bedingungen aufgezogene Vögel, Präferenzen für Kieferinterieur gegenüber Eichenlaubwerk. Eine weitere Versuchsgruppe, der während der Aufzucht Eichenlaub dargeboten wurde, zeigte eine deutlich verminderte Präferenz für Kiefer; erst nach 4-6 Lebensmonaten erlosch dieser Nachwirkeffekt der geänderten Umwelt. Dabei ist kritisch anzumerken, daß der Einfluß anderer Variabler wie Nahrung, Verfügbarkeit von Sitzstangen und Lichtintensität zwar sehr klein gehalten wurde, jedoch nicht gänzlich ausgeschaltet werden konnte.

SVÄRDSON (1949) vermutet beim Waldlaubsänger (*Phylloscopus sibilatrix*; *Sylviidae*) einen "angeborenen Mechanismus der Biotoperkennung". Nach CATCHPOLE (1972) tendieren junge Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*) und Schilfrohrsänger (*A. schoenobaenus*) dazu, mehr an den Ort des

Selbständigwerdens zurückzukehren als an den Geburtsort selbst.

Vor diesem Hintergrund wurde ausgehend von den eingangs entwickelten Postulaten die aktuelle Fragestellung der vorliegenden Untersuchung entwickelt: liegt dem Habitatwahlverhalten einer stenöken Art hinsichtlich der Bevorzugung ganz bestimmter Habitatparameter "a priori" ein "geschlossenes Programm" zugrunde; in welchem Umfang wirkt eine geänderte Umwelt über frühkindliche Erfahrungen auf die Habitatwahl ein? Inwieweit bestehen Unterschiede bei der Entwicklung von Habitatpräferenzen zu einer euryöken Art?

Zur Klärung dieser Fragen wurde bei einem geeignet erscheinenden Artenpaar ein mögliches Nachwirken standartisierter Aufzuchtbedingungen bei der Habitatwahl im Verhaltensexperiment unter gleichfalls standartisierten Bedingungen untersucht.

Für Untersuchungen zum Habitatwahlverhalten von Jungvögeln bieten sich Rohrsänger (*Acrocephalus* spp.; Sylviidae) aus mehreren Gründen an: zum einen stellen sie eine recht stenöke Artengruppe mit relativ geringer ökologischer Potenz, also einem relativ begrenzten Habitatspektrum dar; zum anderen setzen sich ihre Lebensräume aus nur wenigen in der Hauptsache vertikalen Strukturelementen zusammen und können deshalb für experimentelle Untersuchungen gut nachgebildet werden. Alle 6 mitteleuropäischen Rohrsängerarten verfügen über einen mehr oder minder stark ausgeprägten Klammerfuß, der sie als ein kennzeichnendes morphologisches Strukturmerkmal zur Besiedlung des Extrembiotops Rohrwald mit seinen Vertikalstrukturen befähigt (LEISLER 1975). Der Teichrohsänger erweist sich für die vorliegende Untersuchung sowohl aus ökologischen als auch aus funktionsmorphologischen

Gründen als besonders geeigneter Vertreter dieser Gattung. Er besitzt von allen Rohrsängern die relativ längste Hinterzehe (Hallux) mit einer entsprechend kurzen Mittelzehe und verfügt nach dem Mariskensänger (*A. melanopogon*) über die besten Klammerfüßeigenschaften. Die relativen Proportionsverhältnisse einzelner morphologischer Elemente der Hinterextremität einschliesslich des Beckengürtels weisen den Teichrohrsänger als den besten Vertikalkletterer aller 6 mitteleuropäischen Rohrsängerarten aus (LEISLER 1980).

Dieser funktionsmorphologische Spitzenrang ist mit der strukturellen Zusammensetzung seines Lebensraumes korreliert, der von allen Rohrsängerhabitaten pro Fläche nicht nur die meisten, sondern auch die höchstgewachsenen Vertikalelemente aufweist, wobei deren floristische Zusammensetzung vernachlässigbar erscheint (LEISLER 1981).

Als typische Pflanzengesellschaften, die diese Eigenschaften erfüllen, gelten Typha- und Phragmitesbestände, doch werden im Gegensatz zum Drosselrohrsänger (*A. arundinaceus*) auch vertikale Hochstauden wie *Lysimachia*-, *Epilobium*- und *Urtica*-bestände sowie Jungweidenschösslinge fakultativ als Röhrichtersatz angenommen (WITT 1972; REICHHOLF 1973; CATCHPOLE 1974).

In der Verlandungszone unserer Gewässer besiedelt der Teichrohrsänger zumeist das landseitige, dünnerhalmige Schilf, wohingegen der Drosselrohrsänger das dickerhalmige "Wasserschilf" bevorzugt und damit ebenfalls als extremer Rohrwaldspezialist gelten kann (LEISLER 1975).

Aufgrund der meist viel größeren Reviere (fakultative Polygynie) sowie der besseren flugbiologischen Eigenschaften (geringere Flächenbelastung) ist der Fluganteil gemessen an der Gesamtlokomotion beim Drosselrohrsänger jedoch höher als beim Teichrohrsänger. Somit kann der Teichrohrsänger als



Abb. 1: Teichrohrsänger am Nest

sehr stenöke Art gelten, dessen Lebensraum in der Brutheimat von allen mitteleuropäischen Arten der Gattung *Acrocephalus* die meisten vertikalen Habitatstrukturen aufweist und der dort von allen Rohrsängern vermutlich den relativ größten Teil der Fortbewegung auf das Vertikalklettern verwendet (LEISLER 1981). Auch auf dem Zuge scheint eine Vorliebe für Rastgebiete mit senkrechten Strukturelementen zu bestehen; jedenfalls sind auch Durchzugshabitate vegetationsphysiognomisch derart gekennzeichnet (BAIRLEIN 1981). Jedoch werden alte Individuen signifikant häufiger im wasserseitigen Schilf angetroffen als diesjährige, die das landseitige Schilf bevorzugen. Auch ist die Nischenbreite der diesjährigen Vögel größer als die der nicht diesjährigen; demnach sollten junge Teichrohrsänger in ihrer Habitatwahl stärker streuen als die Altvögel (BAIRLEIN 1981). Genaue Angaben zur Winterverbreitung und zur Habitatwahl im Überwinterungsgebiet machen DOWSETT und DOWSETT-LEMAIRE (im Druck). Danach zeichnen sich die Lebensräume des Teichrohrsängers im afrikanischen Überwinterungsgebiet durch einen sehr hohen Grad an Mannigfaltigkeit aus, wobei offensichtlich keine Bindung an einen bestimmten Vegetationstyp oder an Wasser besteht.

Teich-, Drossel- und Schilfrohrsänger sind im größten Teil des gemeinsamen afrikanischen Überwinterungsgebietes syntop verbreitet, nur lokal (Katanga) wurde von RUWET (1964) eine präzise Habitattrennung gefunden (Übersicht: LEISLER 1981).

Als euryökes Pendant dazu wählten wir ob ihres breitgefächerten Habitatspektrums die Heckenbraunelle (*Prunella modularis*; *Prunellidae*).

Sie wird als Bewohner halbdunkler Busch- und Baumdickichte beschrieben, deren ökologische Ansprüche am ehesten von Nadelholzschonungen erfüllt werden und die offene Laubwald-

bestände mit wenig Unterholz weitgehend meidet (MAUERSBERGER 1974). So gilt sie auch in einem großen Bereich ihres Verbreitungsgebietes, vornehmlich in Mittel- und Osteuropa als typischer Charaktervogel der Fichtenschonungen und bewohnt Nadel- und Mischwäldungen der Gebirge und Ebenen, der künstlichen Ausbreitung der Fichte folgend (MAUERSBERGER 1974). Jedoch werden innerhalb des weiten palaearktischen Verbreitungsareals in zunehmendem Maße auch andere Habitatformen besiedelt. Sonderlich im Bereich der westlichen Arealgrenze des Verbreitungsraumes siedelt die Art vermehrt in Parklandschaften und buschreichen Gärten, so in England die Rasse *Prunella m. occidentalis*. In Schottland bewohnen Populationen der gleichen Rasse sogar felsige Meeresinseln (WITHERBY et al. 1965). Im westlichen Teil des deutschen Verbreitungsgebietes (Rheinland) kann die Nominatform *Prunella m. modularis* schon lange als Brutvogel stadtnaher bis urbaner Landschaften gelten (z.T. eigene Beobachtungen). In jüngster Zeit sind selbst Bruten bzw. Brutversuche in reinen Schilfbeständen bekannt geworden (Ornithologische Arbeitsgemeinschaft Bodensee 1983).

Dieser "ökologische Generalist" erscheint also in besonderem Maße dazu befähigt, ausgehend von Optimalhabitaten, seinen Lebensraum ständig auszuweiten, wobei darauf zu achten ist, inwieweit die neuen Lebensräume tatsächlich "neue" Habitate mit anderer struktureller Zusammensetzung darstellen (siehe unter 3.1.).

2.) Material und Methode:

In den Jahren 1980 und 1981 wurden jeweils 6 bis 7 Tage alte Teichrohrsängernestlinge, 1980 zusätzlich auch Heckenbraunnestlinge, von natürlichen Neststandorten zum Institut verbracht und dort handaufgezogen. Die Vögel entstammten größtenteils der Bodenseeregion; die restlichen gehörten ebenfalls süddeutschen Populationen an.

Als ein allgemeines kennzeichnendes Strukturmerkmal von Rohrsängerhabitaten kann das Vorhandensein von Vertikalelementen gelten. Die standardisierten "Aufzuchtsumwelten" bestanden daher aus speziell konstruierten "Habitatkäfigen" (100x55x80 cm), die als Strukturelemente entweder nur waagrecht oder nur senkrecht angeordnetes Gestänge aufwiesen (Anzahl der Stangen pro Käfig 15, Abstand der Stangen 18 cm, Dicke der Stangen 5 mm). Das Habitat war somit auf eine Variable, nämlich auf das bestimmende Strukturelement im Raum, reduziert.

In den "senkrechten" Käfigen diente lediglich ein waagrechtes Element als Schlafstange.

Nach beendeter Nestlingszeit (Teichrohrsänger 11./12. Lebenstag, Heckenbraunelle ca. 13. Lebenstag) wurden die Jungen beider Arten je zur Hälfte auf die beiden Aufzuchtsituationen verteilt, wobei Nestgeschwister verschiedenen Situationen zugeteilt wurden.

Die Gruppengröße pro Käfig umfaßte 7 bis 10 Jungvögel. Futter und Trinkwasser wurde ausschließlich am Boden der Käfige dargeboten.

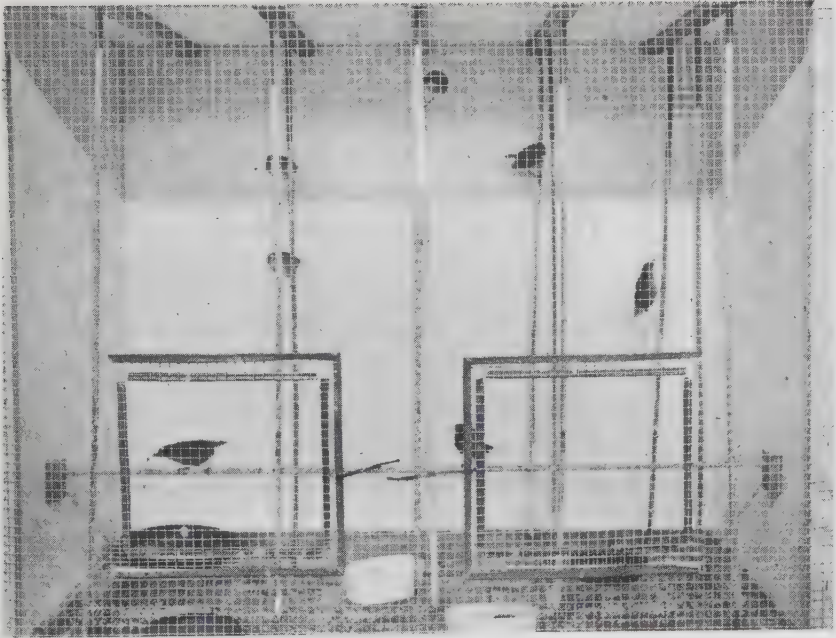


Abb. 2: Aufzuchtstkäfig der Teichrohrsänger -
Kontrollgruppe senkrecht (K_S) mit senkrechtem
Gestänge sowie einer waagerechten "Schlafstange"

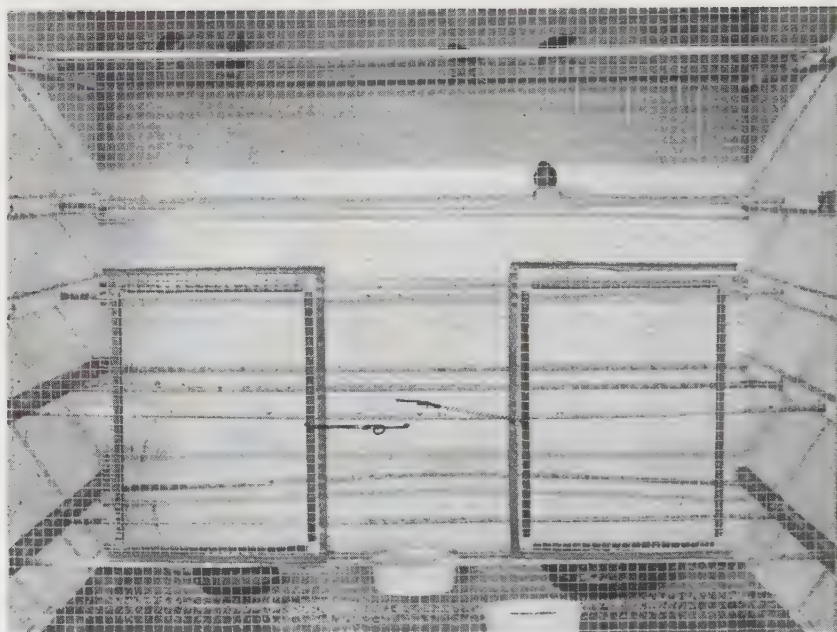


Abb. 3: Aufzuchtstügel der Teichrohrsänger -
Versuchsgruppe waagrecht (V_w) mit nur waage-
rechten Sitzstangen

Im folgenden werden die jungen Teichrohrsänger, die in Aufzuchtkäfigen mit senkrechtem Gestänge aufwuchsen, als Kontrollgruppe senkrecht (K_S) bezeichnet, die Vögel der "waagerechten" Käfige als Versuchsgruppe waagerecht (V_W). Umgekehrt werden die jungen Heckenbraunellen der "waagerechten" Käfige als Kontrollgruppe waagerecht (K_W), die der "senkrechten" Käfige als Versuchsgruppe senkrecht (V_S) bezeichnet.

Aus Gründen, die später diskutiert werden, wurde in der zweiten Aufzucht- und Versuchsserie (1981) jungen Teichrohrsängern anstelle des senkrechten Gestänges ein "Mischhabitat" bestehend aus überkreuz angeordneten senkrechten und waagerechten Strukturelementen als Kontrollhabitat dargeboten (Kontrollgruppe Mischhabitat, K_M).

Zusätzlich zur Versuchsgruppe waagerecht (V_W) wurde eine weitere "waagerecht" aufwachsende Gruppe gebildet, die aber im Gegensatz zu V_W ausschließlich über Futtergefäße im Gestänge Nahrung bezog und im folgenden als Versuchsgruppe waagerecht + (V_W+) bezeichnet wird.

Somit bestanden folgenden Aufzuchtskategorien:

Teichrohrsänger:

- a) Kontrollgruppe senkrecht (K_S): senkrecht aufgewachsen
- b) Kontrollgruppe Mischhabitat (K_M): im Mischhabitat aufgewachsen
- c) Versuchsgruppe waagerecht (V_W): waagerecht aufgewachsen
- d) Versuchsgruppe waagerecht + (V_W+): waagerecht aufgewachsen und Futtergefäße im Gestänge

Heckenbraunellen:

- a) Kontrollgruppe waagerecht (K_w): waagerecht
aufgewachsen
- b) Versuchsgruppe senkrecht (V_s): senkrecht
aufgewachsen

Mit beginnender Selbständigkeit (Teichrohrsänger ca. 30. Lebenstag, Heckenbraunelle ca. 22. Lebenstag) wurden die Vögel in geräumige Gesellschaftsvolieren (320x160x270 cm) nach draußen überführt, die entsprechend der Herkunft der Vögel mit nur senkrechtem oder nur waagerechtem Gestänge ausgerüstet bzw. mit einem Mischhabitat ausgestattet waren. Die 4. Gruppe (V_w+) erhielt weiterhin lediglich über die im waagerechten Gestänge angebrachten Futtergefäße Nahrung angeboten; alle übrigen Gruppen wurden über Futterampeln oder am Boden außerhalb des Habitatbereiches gefüttert. Für Flugaktivitäten war ausreichend Raum geboten. Aus diesen Volieren wurden die Vögel nach und nach für die Verhaltensexperimente entnommen. Durch eine zeitliche Staffelung der Aufzucht wurde erreicht, daß das Alter aller Vögel zum Versuchszeitpunkt zwischen 50 und 60 Lebenstagen lag. Der Versuchszeitraum erstreckte sich über die Monate Juli/September der Jahre 1980 (Heckenbraunelle, Teichrohrsänger) und 1981 (Teichrohrsänger). Für eine weitere Versuchsserie in der Zeit von Mitte Oktober bis Anfang Dezember 1981 wurden die Versuchsvögel (Teichrohrsänger) ab Anfang Oktober unter herkunftsgemäßen Bedingungen im Überwinterungsraum des Instituts bei einer künstlichen Photoperiode ($L/D = 12:12$) und 20 Grad C gehalten.

Das Alter der Tiere zum Versuchszeitpunkt betrug nun 140 bis 150 Tage.

In Zweifachwahlversuchen wurde die Verteilung der lokomotorischen Aktivität der Vögel ermittelt, die dabei zwischen einem senkrechten und einem waagrechten artifiziellen Kleinhabitat wählen konnten.

Die Versuchssituation bestand aus einem speziell für den Untersuchungszweck umgerüsteten Volierentrakt, der aus Gründen des ungestörten Versuchsablaufes nach außen umbaut wurde, so daß Tageslicht abgehalten wurde. Ein unstrukturierter "neutraler" Mittelraum (245 x 125 x 200 cm) verbindet zwei rechts und links davon gelegene "Habitatvolieren" (245 x 110 x 190 cm), wobei eine ein senkrechtes, die andere ein waagrechtes Kleinhabitat aufweist. Ein solches Kleinhabitat besteht aus 4 Holzrahmen (200 x 190 cm). In jedem dieser Rahmen sind entweder senkrecht oder waagrecht angeordnete Holzstäbe (Durchmesser 5 mm) eingelassen, so daß auf der einen Seite ein senkrecht strukturiertes, auf der anderen Seite ein waagrecht strukturiertes Habitat entsteht. Der Abstand der "Habitatstangen" beträgt wiederum 18 cm. Die einzelnen Habitatrahmen sind beweglich oben und unten in Laufschienen gelagert. Jede Habitatvoliere wird von 4 Leuchtstofflampen (a 65 Watt) ausgeleuchtet und ist vorne durch eine abnehmbare Glasscheibe abgeschlossen. Der Mittelraum wird nach vorne durch ein Maschendrahtgitter mit eingelassener Türe begrenzt.

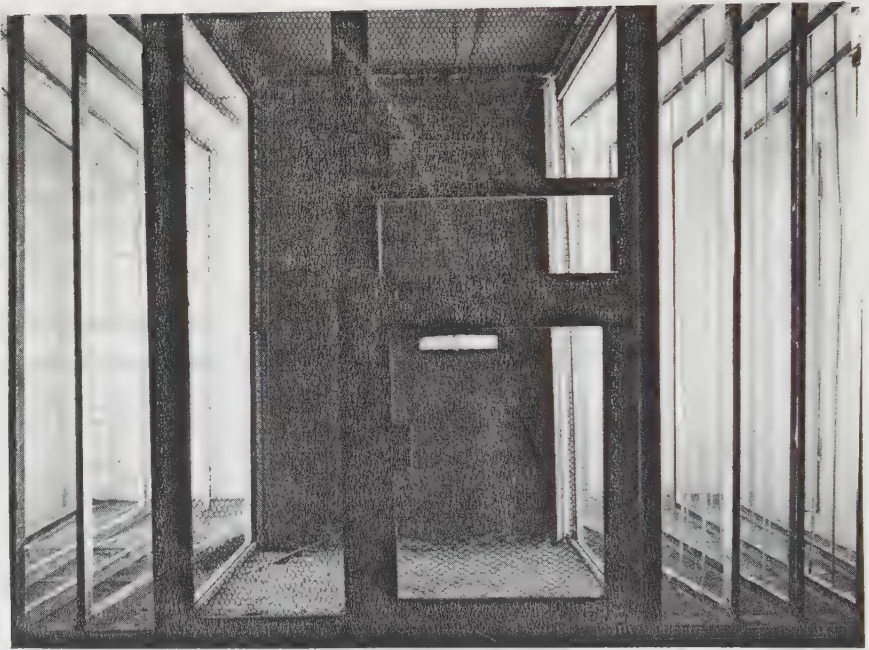


Abb. 4: Wahlversuchsanlage, bestehend aus den beiden Habitatvolieren und dem mittleren neutralen Verbindungsraum (weitere Erklärungen siehe Text)

Für die Ermittlung der Bewegungsaktivität wurde immer nur ein Vogel verwendet, der im mittleren Raum eingesetzt wurde. Er hatte die Möglichkeit, sich für eine der beiden Habitatvolieren rechts oder links zu entscheiden, bzw. "ad libitum" hin und her zu wechseln. Futter und Trinkwasser wurden über eine Futterampel bzw. am Boden des Mittelraumes dargeboten. Da zwei solcherart ausgerüstete Anlagen bestehen, konnten jeweils zwei Vögel parallel getestet werden.

Ein Versuch pro Vogel erstreckte sich über 3 Tage, bei der Versuchsserie Oktober bis Dezember 1981 über 2 Tage. Die Datenerhebung erfolgte vom frühen Morgen (ca. 7-8 Uhr) bis ca. 18 Uhr eines Versuchstages nach einer individuell bemessenen Eingewöhnungs- und Explorationsphase, die meist zwischen 0.5 h und 2 h lag. Als Kriterium für ein erfolgreiches Eingewöhnen galt dabei ein mehrmaliges Aufsuchen beider Habitatsituationen verbunden mit koordiniertem Bewegungsablauf.

Die Vögel blieben während des gesamten Versuchszeitraums (Juli bis August: 3 Tage, Oktober bis Dezember: 2 Tage) in der Versuchsanlage bei einem simulierten Langtag (L/D = 14:10), bzw. einem Äquatorialtag (L/D = 12:12).

Nach jedem Versuchstag wurden die Habitatrahmen gegeneinander gewechselt, um eine mögliche Seitentendenz, d.h. eine zufällige Bevorzugung einer Seite, zu verhindern. Vögel, die dennoch eine gewisse Seitenstetigkeit erkennen ließen, gingen nicht in die Stichproben ein.

Die Erfassung der Bewegungsaktivität erfolgte mit einem Videosensorsystem der Firma Pelweckj, Wiesbaden. Die Verwendung dieser Registrierungsmethode hat gegenüber anderen (z.B. Lichtschranken oder "Switch"-Kontakten) den Vorteil, daß über die Monitore Sichtkontakt mit den Versuchsvögeln besteht und auch eine qualitative Analyse des Verhaltens möglich ist.

Jede Habitatvoliere wird von einer Videokamera erfaßt; die Bilder werden auf einem Monitor außerhalb des Versuchsraumes empfangen. Jedes Kamerabild besitzt als sensiblen Bereich ein Sensorfeld, das größtmäßig die gesamte Habitatvoliere abdeckt. Der Arbeitsweise dieses Systems liegt eine integrale Funktion zugrunde. Genügend große Lage- und Flächenänderungen werden innerhalb eines solchen Sensorfeldes dabei als Signal gewertet. Das System mißt also die Größe der Objektflächenintegrale zu jedem Zeitpunkt und vergleicht deren Änderung.

Auf einem angeschlossenen Miniscript-Schreiber wurden die Signale auf getrennten Kanälen ausgedruckt. Die zur Registrierung j e d e r Ortsveränderung des Vogels notwendigen hohen Empfindlichkeitsbereiche (die Versuchsvögel stellen relativ kleine Objekte dar) erhöhten den Störpegel des Systems erheblich. Als Meßgröße bestimmten wir daher Aktivitätszeiträume, innerhalb derer ein Vogel in einem jeweiligen Habitat aktiv ist. Nach Beobachtung einzelner Testvögel erwies sich ein Zeitraum von 2 Minuten als sinnvoll. Ist ein Vogel z.B. innerhalb eines Zweiminutenabschnittes im senkrechten Habitat aktiv, so gilt dies als Entscheidungswert für Senkrecht; wechselt er innerhalb dieses Zeitabschnittes nach Waagrecht, wird dies als Mischaktivität gewertet. Es ergeben sich keinerlei Verzerrungen durch diese Methode der Aktivitätserfassung, da etwaige Übergewichtungen der eine Seite pro Entscheidungszeitraum bei der immensen Datenmenge durch das "Gesetz der großen Zahl" ausgeglichen werden. Zudem stört bei der Verwendung von Aktivitätszeiträumen als Meßeinheit nicht der serielle Charakter der Einzelereignisse (Hüpfer), da jeder Vogel während eines solchen Zweiminutenabschnittes durchaus die Möglichkeit hat, die Habitatvoliere zu wechseln.

Der hierzu erforderliche Empfindlichkeitsbereich des Sensorsystems ermöglichte eine nahezu störungsfreie Datenerfassung; zudem wurden einzelne Fehlwertungen durch häufige und regelmäßige Sichtbeobachtungen am Bildschirm erkannt und korrigiert.

Bei den Heckenbraunellen stellte die Aktivität am Boden, die ebenfalls registriert wurde, ein besonderes Problem dar. Hier mußte durch ständige Sichtbeobachtungen die Bodenaktivität zur Gesamtaktivität in der Voliere (Habitatgestänge plus Boden) in Beziehung gesetzt werden.

Bei den Teichrohrsängern trat Bodennutzung so gut wie nie auf und war völlig zu vernachlässigen.

Bei der statistischen Analyse des Datenmaterials für die Ermittlung möglicher Habitatpräferenzen mußten, wie allgemein bei Häufigkeitsbetrachtungen erforderlich, relative Häufigkeiten als Rechengröße verwendet werden (SACHS 1971).

Daher wurde nach Auswertung der Miniscript- und Sichtbeobachtungsprotokolle die Aktivitätsmenge pro Habitat (absolute Häufigkeit) eines jeden Vogels bzw. einer jeden Versuchsgruppe als anteiliger Prozentwert (relative Häufigkeit) auf die Gesamtaktivität in beiden Habitaten ausgedrückt. Hierdurch entfallen Verfälschungen aufgrund der unterschiedlichen Aktivität einzelner Vögel, da Anteilziffern (Prozentzahlen) die Anforderung der Unabhängigkeit erfüllen. Andere Anforderungen wie Normalität, Homoskedastizität, Linearität (Additivität) werden von Anteilziffern jedoch nicht erfüllt, weshalb sie nicht ohne weiteres für ein statistisches Prüfverfahren verwendet werden können (LINDER und BERCHTHOLD 1976).

Eine Möglichkeit, diese Schwierigkeit zu umgehen, stellt die Winkeltransformation dar, wobei die Anteilziffern p nach der Beziehung $z = \arcsin \sqrt{p}$ transformiert werden; dabei ist z der transformierte Prozentwert und gleicht dem Winkel, dessen Sinus den Wert $\sqrt{\pi}$ hat, und π ist der theoretische Erwartungswert für ein bestimmtes Ereignis (Übersicht: LINDER und BERCHTHOLD 1976).

Für die Signifikanzberechnung einer Versuchsgruppe wurde der Prozentwert jeden Vogels pro Gruppe solcherart umgeformt; die Berechnung von Mittelwert, Standardabweichung und Konfidenzintervall einer Versuchsgruppe vollzog sich also im transformierten Raum. Die Nullhypothese (H_0) nimmt eine Gleichverteilung der Vögel auf die beiden Habitate an. Deshalb erfolgte für die Signifikanzbestimmung der Habitatverteilung einer Versuchsgruppe nach Rücktransformation der Konfidenzintervalle ein Vergleich mit dem 50-Prozentwert. Liegt dieser Wert außerhalb des Konfidenzintervalls, gilt dies als Gültigkeit der Alternativhypothese, die eine Abweichung von der Gleichverteilung postuliert; liegt er innerhalb des Vertrauensbereiches, bestätigt sich H_0 . Wenn sich die Konfidenzintervalle zweier Versuchsgruppen für ein gegebenes Signifikanzniveau nicht überlappen, zeigt dieser Test signifikante Unterschiede bezogen auf dieses Niveau und vice versa.

Um zu überprüfen, inwieweit Änderungen in der Habitatwahl bzw. Trends in der Bevorzugung eines der beiden Habitate während der 3 Versuchstage lediglich durch die zunehmende Verweildauer in der Experimentalsituation oder zusätzlich durch die Aufzuchts- und Haltungssituation bedingt sind, wurden die transformierten "Tagesprozentwerte" aller Teichrohrsänger (mit Ausnahme der Versuchsgruppe V_{W+}) einer zweifaktoriellen Varianzanalyse mit Meßwiederholung unterzogen.

Dieses Verfahren ermöglicht den jeweiligen Anteil zweier Variabler beim Zustandekommen eines bestimmten Ereignisses zu bestimmen bzw. zu gewichten (Übersicht: BORTZ 1979; WEBER 1980). Im vorliegenden Falle wurde der Einfluß der Aufzucht- und Haltungsbedingungen (1. Faktor) und der Experimentalführung (2. Faktor) auf die Änderung in der Wahltenenz während der 3 Versuchstage mit dieser Methode überprüft.

3. Ergebnisse und Diskussion der Habitatwahlversuche

3.1. Habitatwahlversuche mit Heckenbraunellen

Über die Ergebnisse, die in einer Versuchsserie während der Monate Juli bis September 1980 an der Heckenbraunelle gewonnen wurden, informiert Abb. 5.

Zunächst ist festzuhalten, daß die Vögel der Versuchsgruppe senkrecht (V_S) das senkrechte Habitat während der Aufzucht nur bedingt und während der Haltung in der Gesellschaftsvoliere so gut wie nie nutzten, sondern sich fast ausschließlich am Boden aufhielten.

Ein entsprechendes Bild ergaben auch die Versuche mit den einzelnen Vögeln beider Aufzuchtskategorien; während bei der Kontrollgruppe (K_W) ca. 2 % Aktivität im senkrechten Habitat registriert wurde, waren es bei der Versuchsgruppe (V_S) lediglich 3 %, also ein bei beiden Gruppen zu vernachlässigender Anteil. Die Gruppenunterschiede bezüglich der senkrechten Habitatnutzung lassen sich natürlich statistisch nicht sichern und liegen im Bereich zufälliger Schwankungsbreiten ($p > 0.10$).

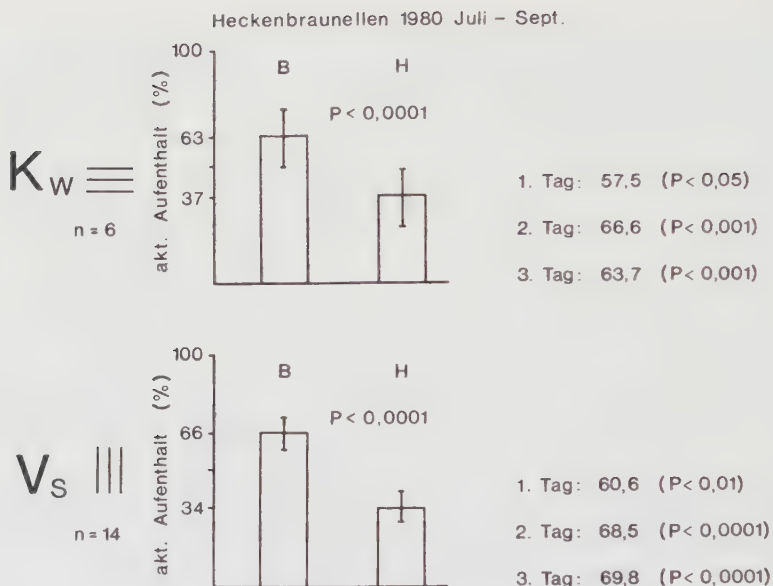


Abb. 5: Ergebnisse des Zweifachwahlversuches mit Heckenbraunellen (1980).

Die Histogramme zeigen den Anteil von Boden- und Habitatnutzung über die drei Versuchstage.

Der Anteil der Bodennutzung an den Einzeltagen ist gesondert aufgeführt.

B : Bodennutzung; H : Habitatnutzung

(senkrecht und waagerecht)

K_W : Kontrollgruppe waagerecht

V_S : Versuchsgruppe senkrecht

Weitere Erklärungen siehe Text.

Es erschien daher interessanter, die Verteilung der Gesamthabitatnutzung (senkrecht und waagrecht) und der Bodennutzung bei beiden Gruppen zu betrachten. Es ist ja durchaus denkbar, daß die Vögel der Gruppe V₅ aufgrund des mehr oder weniger erzwungenen Aufenthaltes am Boden während Aufzucht und Haltung gegenüber den K_w- Vögeln in vermehrtem Maße zu "Bodenvögeln" werden oder aber andererseits wegen des "Entzugs" waagerechter Strukturelemente in den Wahlversuchen das waagerechte Testhabitat signifikant häufiger nutzen.

Deshalb ist in Abb. 5 der Anteil der Bodennutzung (B) der Gesamthabitatnutzung (H) gegenübergestellt. Die Histogramme berücksichtigen dabei die Verteilung der lokomotorischen Aktivität über die 3 Versuchstage bei beiden Gruppen. Der Anteil der Bodennutzung an den Einzeltagen ist in Abb. 5 gesondert aufgeführt.

Die Ergebnisse weisen die Vögel b e i d e r Gruppen als "Bodenvögel" aus; in beiden Gruppen liegt der Anteil der Bodennutzung signifikant über der Nutzung des Habitatgestänges. Die Bodenaktivität der Versuchsvögel ist zwar mit 66 % gegenüber 63 % bei den Kontrollvögeln geringfügig höher, doch ist kein signifikanter Unterschied sicherbar ($p > 0.10$).

Entsprechend geringer ist der Anteil der Habitatnutzung bei V₅ gegenüber K_w. Auch die Kontrollvögel bevorzugen also im Habitatwahlexperiment die Lokomotion am Boden. Somit lassen sich zumindest unter diesen experimentellen Bedingungen Annahmen über ein Nachwirken senkrechter und waagerechter Habitatsstrukturen während der Aufzuchszeit bei der Habitatwahl n i c h t bestätigen.

Auch kann der signifikant höhere Anteil von Lokomotion am Boden gegenüber der Gestängennutzung bei beiden Gruppen nicht durch einen indirekt erzwungenen Bodenaufenthalt während der

Aufzucht und Haltung erklärt werden, da der Kontrollgruppe ja waagerechte Habitats-elemente zur Verfügung standen und außerdem der geringfügig höhere Anteil an Bodennutzung der Versuchsgruppe senkrecht **k e i n e n** signifikanten Unterschied darstellt.

Vielmehr ist die Heckenbraunelle demnach als ausgesprochener Bodenvogel anzusehen, der auch im natürlichen Habitat einen erheblichen Teil seiner Aktivität auf den Erdboden verwendet. Dies als Empfehlung für feldornithologische Studien bzw. morphometrische Untersuchungen an der Heckenbraunelle.

Somit erschien es nicht angeraten, die Untersuchungen in einer weiteren Aufzucht- und Versuchsserie bei der Heckenbraunelle unter dem gewählten experimentellen Ansatz fortzuführen, so daß ich mich im darauffolgenden Jahr ganz auf die Teichrohrsänger konzentrierte.

Jedoch sei an dieser Stelle ein kleiner Ausblick bezüglich weiterführender Untersuchungen zum Habitatwahlverhalten der Heckenbraunelle gestattet.

Aufgrund des vorliegenden Ergebnisses bietet sich mittelfristig an, die Fragestellung mit einem geänderten methodischen Ansatz, etwa unter Verwendung von nachgebildeten natürlichen Kleinhabitaten statt reduzierter Kunsthabitate, weiter zu verfolgen.

Da das Bruthabitat der Heckenbraunelle sehr mannigfaltig beschaffen sein kann, sollte zunächst eine Strukturanalyse natürlicher Bruthabitate erfolgen, um verschiedene Parameter wie etwa anteilmäßige Verteilung vertikaler und horizontaler Strukturen, Bedeckungsgrad, Kleinklima, Nahrungsangebot etc. zu bestimmen. Diese Faktoren könnten dann bei experimentellen Habitatnachbildungen simuliert und entsprechend variiert werden.

Bei einer solchen Strukturanalyse bzw. bei einer qualitativen und quantitativen Ermittlung der Nutzung verschiedener simulierter Naturhabitats könnte sich die Euryökie der Heckenbraunelle durchaus als "Pseudoeuryökie" erweisen, dann nämlich, wenn sich bestimmte, dann als obligat zu bezeichnende Habitatparameter in verschiedenen Lebensräumen als identisch erweisen sollten.

Unter diesen Aspekten möge die vorliegende Untersuchung als Pilotstudie, als erste Annäherung an den Problemkomplex Habitatwahl und "Euryökiegrad" bei der Heckenbraunelle verstanden werden.

3.2. Habitatwahlversuche mit Teichrohrsängern

Die Habitatwahl der Teichrohrsänger im Verhaltensexperiment wurde in 3 Versuchsserien (1980: Juli bis September; 1981: Juli bis September und Oktober bis Dezember) ermittelt; hierüber informieren die Abb. 6, 7 und 8 sowie Tab. 1 und 2. Die Jungvögel des 2. Versuchsjahres wurden dabei für beide Versuchsserien verwendet (siehe auch unter Material und Methode).

Die Histogramme geben die Verteilung in Prozenten auf die beiden Habitats über den Gesamtversuchszeitraum (3 Tage) an. Dabei handelt es sich um "echte" Habitatnutzung, also Nutzung des Gestänges, da Bodennutzung (mit Ausnahme von 2 Vögeln!) bei keinem Vogel registriert wurde. Für die Einzeltage ist in den Abbildungen der "aktive" Aufenthalt im senkrechten Habitat gesondert aufgeführt.

Mit Ausnahme der Kontrollgruppe senkrecht (K_5) zeigen alle übrigen Versuchsgruppen einheitlich eine mehr oder minder deutliche Bevorzugung des senkrechten Habitats.

Das wohl überraschenste Verteilungsmuster zeigt die Kontrollgruppe senkrecht, Vögel also, die ausschliesslich im senkrechten Habitat aufwuchsen. Sowohl insgesamt über die 3 Versuchstage wie auch an den Einzeltagen erreicht das Wahlverhalten dieser Gruppe keine signifikante Präferenz für eines der beiden Habitate, sondern erscheint mehr oder weniger gleich verteilt; wiewohl einige Einzelvögel durchaus eine ganz geringe "senkrechte" Präferenz zeigen.

Beide waagerecht aufgewachsenen Versuchsgruppen (V_W in Abb. 6 und 7) zeigen hingegen ein auch in den Prozentwerten nahezu identisches Verteilungsmuster mit einer deutlichen Präferenz des senkrechten Wahlhabitats. Die höchsten Anteile in der Bevorzugung des senkrechten Habitats werden dabei jeweils am 3. Tag erzielt.

Der Einfluß einer geänderten Umwelt (waagerechte Habitatstrukturen) während der ersten 40 bis 50 Lebenstage hat demnach unter den von mir gewählten experimentellen Bedingungen keine Bevorzugung waagerechter Strukturelemente im Wahlversuch zur Folge. Vielmehr kann das Wirksamwerden eines "Entzugs"- oder "Neugiereffekts" angenommen werden, der auch eine Interpretation des nicht erwarteten Wahlverhaltens der K_5 -Vögel ermöglicht.

Während dieser Effekt bei den Vögeln der Versuchsgruppe waagerecht die offensichtlich starre Präferenz für senkrechte Strukturelemente im Sinne einer "positiven Interferenz" gleichsinnig überlagert, wirkt er sich bei den K_5 -Vögeln entgegengesetzt aus. Hier heben sich die Bevorzugung senkrechter Strukturelemente und die Tendenz zur Exploration des

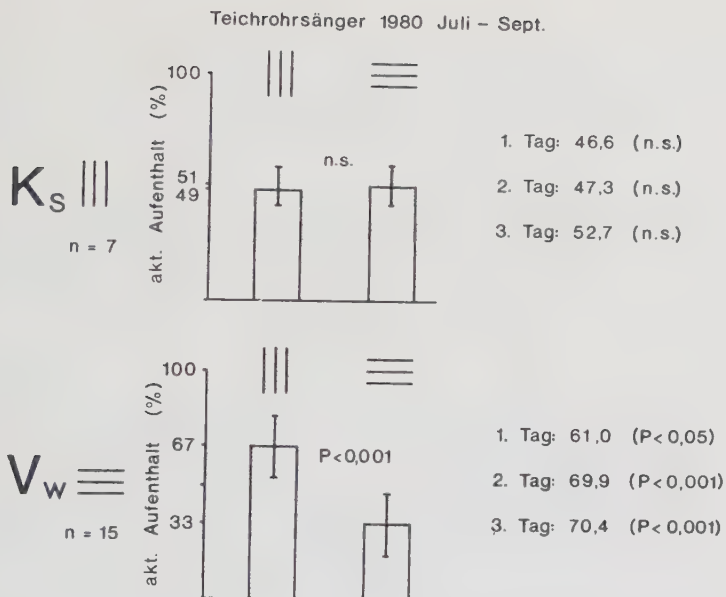


Abb. 6: Ergebnisse des Zweifachwahlversuches mit Teichrohrsängern (1980).

Die Histogramme zeigen den Anteil senkrechter und waagerechter Habitatnutzung über die drei Versuchstage. Der aktive Aufenthalt im senkrechten Habitat ist für die Einzeltage gesondert aufgeführt.

K_S: Kontrollgruppe senkrecht

V_W: Versuchsgruppe waagrecht

Weitere Erklärungen siehe Text.

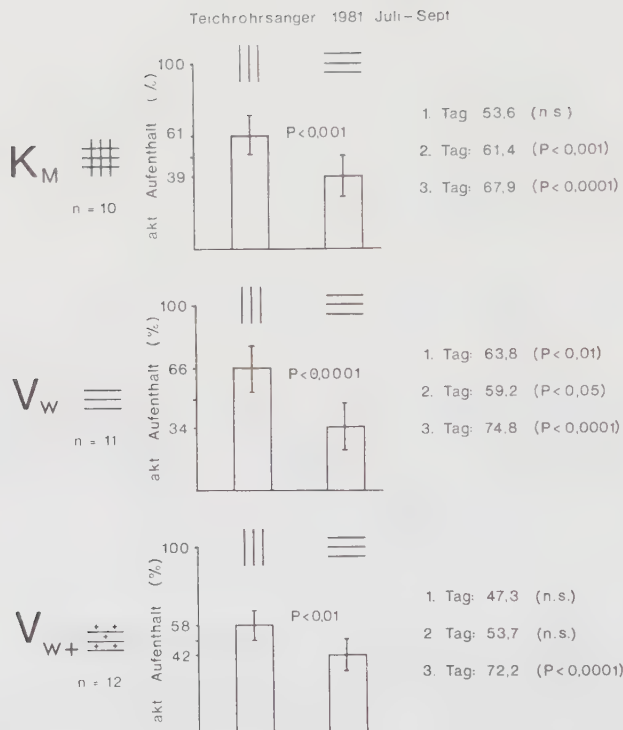


Abb. 7: Ergebnisse des Zweifachwahlversuches mit Teichrohrsängern (Juli bis September 1981)

K_M : Kontrollgruppe Mischhabitat

V_W : Versuchsgruppe waagerecht

V_{W+} : Versuchsgruppe waagerecht +

Weitere Erklärungen siehe Text.

waagerecht strukturierten Lebensraumes gegenseitig auf, und das Wahlverhalten erscheint gleich verteilt. Vielleicht mag auch der geringe Stichprobenumfang ($n=7$) eine Rolle spielen.

Jedenfalls kann bei den Vögeln der Kontrollgruppe senkrecht ein "negativer Nachwirkeffekt" einer "überoptimalen" Umwelt festgestellt werden.

Der Gruppenunterschied im Habitatwahlverhalten zwischen K_S und V_W ist auf dem 5 % Signifikanzniveau gesichert ($p < 0.05$).

Ausgehend von diesen Befunden wurde im 2. Versuchsjahr den Vögeln der Kontrollgruppe K_M ein Mischhabitat angeboten bestehend aus senkrechten und waagerechten Strukturelementen, wie es den natürlichen Lebensbedingungen am nächsten kommen dürfte (Knickschicht, Krautzone als Unterwuchs).

Einer weiteren waagerecht aufwachsenden Versuchsgruppe (V_{W+}) wurde Futter ausschließlich auf den waagerechten Sitzstangen angeboten. Über eine Verknüpfung von Futter als positiver Verstärker und den Horizontalelementen sollte versucht werden, das offensichtlich starre Habitatschema nachhaltig zu beeinflussen. Wie Abb. 7 zeigt, entwickelt auch die K_M -Gruppe die erwartete senkrechte Präferenz im Wahlversuch, auch wenn der Gruppenprozentwert unter dem der Versuchsgruppe waagerecht liegt.

Interessanter ist das Wahlverhalten der Versuchsgruppe waagerecht + (V_{W+}). Der positive Verstärker Futter machte die waagerechten Strukturen nur wenig attraktiver. Lediglich an den beiden ersten Versuchstagen erscheint das Wahlverhalten auf beide Habitate gleich verteilt, jedoch war keine "Präferenzumkehr" zugunsten des während der Aufzucht "be-
lohten" waagerechten Habitats festzustellen. Der schwache

Nachwirkeeffekt, den der positive Verstärker Futter auf die Habitatwahl ausübt, erlosch nach zwei Versuchstagen; mit 72.2 % erreichte die Präferenz der Vertikalstrukturen am 3. Versuchstag den zweithöchsten Tageswert überhaupt (Abb. 7). Der Präferenzunterschied gegenüber V_w und K_M ist nicht signifikant ($p > 0.1$); die Unterschiede im Wahlverhalten zwischen dem 1. und 3. bzw. dem 2. und 3. Versuchstag sind auf dem 1 %-Niveau bzw. dem 5 %-Niveau gesichert.

Danach erscheint das Habitatschema des Teichrohrsängers bezüglich der raumbildenden Strukturelemente schon in der frühen Ontogenie als äußerst starr und formkonstant ausgebildet. Die Präferenz vertikaler Habitatstrukturen junger Teichrohrsänger kann demnach als Verhalten mit hoher Resistenz gegenüber Umwelteinflüssen angesehen werden, das höchstensfalls durch massive Einwirkungen kurzfristig modifizierbar erscheint und somit schon in der frühen Ontogenie einen hohen Grad der Angeborenheit aufweist (I nahe 1).

Das schließt jedoch keinesfalls den Einfluß individueller Erfahrung auf die Entwicklung einer Habitatpräferenz in der frühen Ontogenie beim Teichrohrsänger aus.

Bei Betrachtung der Tageswerte in Tabelle 1 wird bei allen Gruppen eine Zunahme in der Präferenzierung der senkrechten Testvoliere erkennbar. Die beiden Versuchsgruppen waagerecht (1980 und 1981) sind dabei zusammengefaßt. Inwieweit die Eigenerfahrung des Jungvogels in der Experimentalsituation an dieser Tendenz alleine beteiligt ist, oder ob die Aufzucht- und Haltungsbedingungen hierauf signifikanten Einfluß nehmen, prüft die zweifaktorielle Varianzanalyse mit Meßwiederholung (siehe Material und Methode). Deshalb bleiben Vögel der Gruppe V_w dabei unberücksichtigt, da hier der Einfluß der Haltungsbedingungen (reinforcement) auf die Habitatwahl evident ist.

Wie Tabelle 2 ausweist, besteht zwischen dem A-Faktor (Meßwiederholung; Anzahl aufeinanderfolgender Versuchstage) und dem B-Faktor (Aufzuchsbedingungen) keine signifikante Beziehung ($F=0.7544$, n.s.). Die Ä n d e r u n g der Wahl während der ersten 3 Versuchstage ist also unabhängig von der Aufzuchtserfahrung und resultiert einzig aus der Erfahrung, die die Vögel infolge "Versuch- und Irrtumlernens" in der Experimentalsituation machen. Das heißt also, daß das System der Habitatwahl des Teichrohrsängers eine deutlich ausgeprägte Präferenz für vertikale Strukturelemente beinhaltet passend zur artspezifischen Morphologie. Die Angleichung von entsprechenden Verhaltenskomponenten und der Morphologie erfolgt im Extremfall, ohne Erfahrungen mit den senkrechten Strukturelementen gemacht zu haben. Eigenerfahrungen in der artspezifischen Umwelt bzw. Erfahrungen, die durch Vergleich der artspezifischen (Vertikalstrukturen) und der nicht artspezifischen Umwelt (Horizontalstrukturen) infolge "Lernen durch Versuch und Irrtum" gewonnen werden, verstärken dabei vermutlich diese Präferenz.

Aufzuchsbedingungen	Anzahl Versuchstage		
	1.	2.	3.

waagrecht aufgezogen	62.2	65.4	72.3
n=26			
senkrecht aufgezogen	46.6	47.3	52.7
n=7			
im Mischhabitat aufgezogen	53.6	61.4	67.9
n=10			

Tab. 1

Aktiv verbrachte Zeit in Prozent in Testvoliere mit Vertikalelementen ohne Versuchsgruppe waagrecht +.

Unterschiede zwischen den Aufzuchsbedingungen sind auf dem 5 %-Niveau signifikant; Interaktionen sind nicht signifikant. Erklärung im Text.

Varianzursache	FG	$\sum (x-m)^2$	Varianz (s^2)	F
Zwischen B	2	1567.320	783.6601	3.5018*
innerhalb B	37	8280.094	223.7863	
zwischen A	2	1169.706	584.8532	7.7986***
Interaktion AB	4	226.2984	56.57460	0.7544
innerhalb A	74	5549.616	74.99481	n.s.
gesamt	119	16793.04		

Tab. 2

Einfluß der Erfahrung auf die Habitatwahl

- | | |
|--|------|
| 1. Versuchsgruppe waagerecht (V_w ; 1980, 1981) | n=26 |
| 2. Kontrollgruppe senkrecht (K_s ; 1980) | n= 5 |
| 3. Kontrollgruppe Mischhabitat (K_M ; 1981) | n= 9 |

Alle Daten arcsin-transformiert

Faktor A: Anzahl aufeinanderfolgender Versuchstage
(Meßwiederholung)

Faktor B: Aufzuchsbedingung

Aufzuchtserfahrung: $p < 0.05$

Experimentalerfahrung (Änderung über 3 Tage): $p < 0.001$

Interaktion AB: n.s.

Erklärung siehe Text

Wie unter Einleitung und Problemstellung aufgeführt, besteht im afrikanischen Überwinterungsquartier keine solch enge Bindung an Wasser bzw. an Röhrichte.

Wie funktioniert das System der Habitatwahl nun im afrikanischen Winterquartier; bleibt auch dort die Bindung an Vertikalstrukturen im Lebensraum bestehen?

Um diese Frage beantworten zu können, wurden die Versuchsvögel des 2. Versuchsjahres (K_M , V_W und V_{W+}) unter Bedingungen gehalten wie in Material und Methode beschrieben und in gleicher Weise nochmals in den Monaten Oktober bis Dezember auf ihre Habitatpräferenz überprüft.

Wie Abb. 8 zeigt, haben alle 3 Gruppen nahezu die gleiche prozentuale Verteilung auf die beiden Testhabitate wie im 1. Versuchsdurchgang. Allerdings ist bei 2 Versuchsgruppen (K_M , V_{W+}) am 2. Versuchstag ein Rückgang in der Bevorzugung senkrechter Strukturelemente festzustellen.

Dies läßt vermuten, daß auch im afrikanischen Winterquartier die Präferenz für vertikale Strukturelemente innerhalb des Lebensraumes bestehen bleibt, gleichwohl die Nischenbreite größer als in der Brutheimat sein dürfte, da keine Bindung an bestimmte Vegetationstypen zu bestehen scheint (DOWSETT und DOWSETT-LEMAIRE im Druck). Einzelne Beobachtungen in Rastbiotopen in der östlichen Sahara bestätigen diese Annahme (z.B. W. FRIEDRICH, mündliche Auskunft).

Zugvögel müssen in den Überwinterungsgebieten mit den dort ansässigen Arten koexistieren. Dies kann dazu führen, daß erstere in bezug auf die Wahl des Lebensraumes plastischer werden müssen, da ihre ökologischen Nischen von den dortigen Arten bereits besetzt sind, die zudem als Residenten einen zumeist höheren Dominanzgrad aufweisen (siehe auch LEISLER et al. 1983).

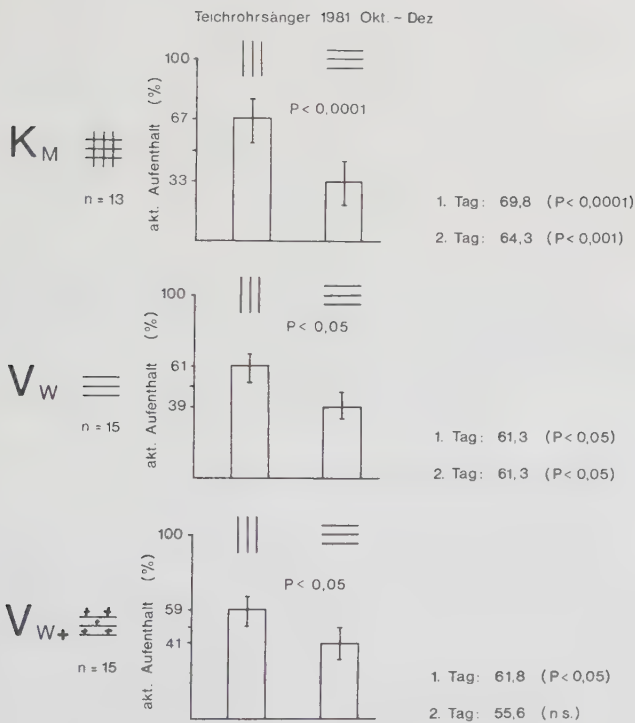


Abb. 8: Ergebnisse des Zweifachwahlversuches mit Teichrohrsängern (Oktober bis Dezember 1981)

K_M: Kontrollgruppe Mischhabitat

V_W: Versuchsgruppe waagerecht

V_{W+}: Versuchsgruppe waagerecht +

Weitere Erklärungen siehe Text.

Während einige Autoren sowohl eine plastische Strategie bei den Zugvögeln hinsichtlich der außerbrutzeitlichen Habitatwahl als auch eine opportunistische Nahrungsökologie vermuten, (z.B. TRAMER und KEMP 1980, RABENOLT 1980: zitiert in LEISLER et al. 1983), nehmen andere umgekehrt eine speziellere Nahrungswahl überwinternder Palaearkten bei gleichzeitig größerer Nischenbreite an (z.B. R.J. O'CONNOR, mündliche Auskunft).

Jedenfalls wäre es eine reizvolle Aufgabe, der Frage nach den Beziehungen zwischen Nischenbreite und Nahrungsökologie im Zusammenhang mit Koexistenzmechanismen bei überwinternden Rohrsängern einmal nachzugehen.

4. Allgemeine Diskussion:

Bei der synoptischen Betrachtung der bisherigen experimentellen Befunde zur Habitatwahl bzw. zur Ontogenie des Habitatwahlverhaltens lassen sich mehr oder minder flexible Habitatpräferenzen mit unterschiedlichen Toleranzgrenzen bzw. unterschiedlichen Graden von Angeborenheit erkennen. Im Gegensatz zu bisherigen experimentellen Untersuchungen zur Ontogenie des Habitatwahlverhaltens von Jungvögeln (z.B. KLOPPER 1963; KLOPPER und HAILMAN 1965) betonen die Daten der vorliegenden Untersuchung eine starke genetische Kontrolle bei der Habitatwahl, die mehr oder weniger unabhängig vom Erfahrungszustand der Jungvögel ist. Zunehmende Nutzung des bevorzugten bzw. des alternativ dazu gebotenen Strukturelementes bewirken zwar eine signifikante Zunahme dieser Präferenz, vermögen diese jedoch nicht umzukehren.

In eine ähnliche Richtung weisen schon die Untersuchungen von PARTRIDGE (1974) mit handaufgezogenen Blaumeisen und Tannenmeisen. In Wahlversuchen, in denen die Tiere zwischen Eichenzweigen und Kiefernzweigen wählen konnten, entschieden sich die Blaumeisen stärker für Eichenzweige als die Tannenmeisen; diese wiederum bevorzugten Kiefernzweige. Dies spricht für die erbliche Kontrolle der Habitatwahl bei den untersuchten Arten, wobei anzumerken ist, daß die Versuchsvögel während der Aufzucht keinerlei Erfahrungen mit Vegetation gemacht hatten und auch keine Möglichkeit hatten, die im Wahlversuch nicht bevorzugte Situation kennenzulernen. Erst dann wären Aussagen über den relativen Grad der Angeborenheit dieses Wahlverhaltens möglich.

GLÜCK (1983) nimmt einen nur geringen Einfluß der genetischen Komponente bei der Habitatwahl des Hänflings (*Acanthis cannabina*; Fringillidae) an. Er hielt junge, gerade selbständig gewordene Vögel dieser Art ca. 7 Monate lang in Käfigen mit entweder nur Laubzweigen, nur Nadelzweigen bzw. nur Plastikstangen. In einem Wahlkäfig, der getrennt alle drei Habitatsituationen aufwies, wurden die Tiere anschließend auf ihre Habitatpräferenz überprüft. Lediglich die im Nadelhabitat gehaltenen Vögel wählten insgesamt signifikant die Nadelzweige in den Wahlversuchen. Die beiden anderen Gruppen streuten in ihrer Habitatwahl mehr oder weniger indifferent. Bei anschließenden Volierenbruten errichteten 2 Weibchen der Fichtengruppe ihre Nester in Fichten, während 3 Weibchen der Laubgruppe ihre Nester in Laubbüschen bauten. Neben dem sehr geringen Stichprobenumfang (7, 6 und 4 Vögel pro Aufzuchtgruppe) überrascht die Verwendung des Diversitätsindex H als Maß für das Habitatwahlverhalten. Die Anwendung des Index H verlangt eine weit höhere strukturelle Vielfalt des Lebensraumes, als sie eine Aufteilung in die

drei Experimentalsituationen darstellt (siehe dazu auch SCHERNER 1977).

Genetisch bedingte Unterschiede in der Habitatpräferenz können auch innerhalb einer Art auftreten. So konnte WECKER (1963, 1964) an zwei Rassen der Prairiehirschmaus (*Peromyscus maniculatus bairdi*) zeigen, daß die Präferenz für Wiesen- oder Waldhabitate erblich ist. Als besonders bemerkenswert aus der Sicht der vorliegenden Untersuchung erscheint dabei, daß diese Präferenz durch Erfahrungen mit dem bevorzugten Habitat verstärkt werden kann; jedoch kann sie *n i c h t* durch Erfahrungen mit dem weniger bevorzugten Habitat umgekehrt werden.

Eine positive Wirkung einer Früherfahrung mit einem Habitat auf die spätere Präferenz für dieses Habitat ist außer bei Säugern und Vögeln auch bei Insekten, Fischen und Amphibien demonstriert worden (Übersicht: PARTRIDGE 1978).

Nach MAYR (1964, 1974) hängt die Variabilität eines Verhaltens von seiner Funktion ab. Innerartliche Signale müssen unmißverständlich und somit starr sein. Eine Standartisierung solcher Signale wird vielfach durch Ritualisierung der entsprechenden Verhaltensweisen erzielt, wodurch das "Signal/Rauschenverhältnis" im informationstheoretischen Sinne entscheidend verbessert wird. Solche Verhaltensweisen werden in der Regel mehr oder weniger durch geschlossene Programme gesteuert und weisen einen hohen Grad an Angeborenheit auf. Hingegen sollten Verhaltensweisen der Biotop- und Nahrungswahl möglichst "elastisch" bleiben und auf offenen, d.h. durch Erfahrung modifizierbaren Programmen beruhen und somit einen geringeren Grad an Angeborenheit aufweisen. Diese haben dann den Hauptanteil an der Schrittmacherrolle des Verhaltens in der Evolution.

Wie ist nun die Habitatwahl des Teichrohrsängers, so wie sich nach den experimentellen Befunden darstellt, unter dem Aspekt dieser Betrachtungsweise zu interpretieren? Die Röhrichte bzw. strukturell verwandte Pflanzengesellschaften mit ähnlicher Vegetationsphysiognomie stellen in vieler Hinsicht Extremlebensräume dar. Die mit der Besiedelung solcher Lebensräume verbundenen Selektionsdrucke haben ganz bestimmte Auswirkungen auf das Teleonomieniveau des Organismus zur Folge gehabt. Dies führte im Zusammenspiel mit einer zunehmenden morphologischen Spezialisierung zu einer Einschränkung der Freiheitsgrade des Verhaltens.

Schließlich hatten solche Genotypen einen Selektionsvorteil, die bereits eine genetisch fixierte Verhaltensweise (z.B. eine Präferenz für bestimmte Habitatvariablen wie Vertikalelemente) mitbrachten. Das schließt jedoch die Bedeutung der Früherfahrung in der Ontogenie keinesfalls aus. Geschlossene Programme im *s t r e n g e n* Sinne der Informationstheorie mit einer "absoluten Hardware" gibt es bei Organismen nicht, da sich auch die über Erbanlagen gesteuerten neuronalen Strukturen und Verhaltensweisen nur im Zusammenspiel mit der Umwelt entwickeln (IMMELMANN 1982). Die entscheidende Frage dabei ist allerdings, ob ein bestimmtes Element der Umwelt, auf welches das gezeitigte Verhalten paßt (im vorliegenden Fall die Vertikalelemente), dabei fehlen kann oder nicht.

Außerdem wird das Habitatwahlverhalten des Teichrohrsängers als komplexe Orientierungsleistung sicherlich nicht nur von einem Habitatparameter bestimmt; dafür sprechen unter anderem die Freilandbeobachtungen von CATCHPOLE (1972), wonach junge Teichrohrsänger häufiger an den Ort des Selbständigwerdens zurückkehren als an den Geburtsort selbst. Dies wäre dann im Sinne einer Biotopprägung zu deuten. Nach den vorliegenden Daten ist das Vorhandensein

einer genügend großen Anzahl senkrechter Strukturelemente jedoch unabdingbare Voraussetzung für die potentielle Besiedlung eines Lebensraumes.

Die Präferenz für Vertikalelemente mit ihrem hohen Grad an Angeborenheit ist sicherlich nur ein Verhaltenselement im Gesamtsystem der Habitatwahl des Teichrohrsängers, das während verschiedener Zeiten und an verschiedenen Orten (Brutheimat, Winterquartier) in gewissen Graden variieren kann.

Das wirft die abschließende Frage nach dem "heuristischen Wert" von Zweifachwahlversuchen im Rahmen von Untersuchungen zur Habitatwahl bzw. zur Ermittlung von Habitatpräferenzen auf. Insbesondere KLOPFER und GANZHORN (im Druck) kritisieren in diesem Zusammenhang die methodische Anwendung von "entweder - oder" - Modellen, wobei sich KLOPFER in selbstkritischer Weise dabei keineswegs ausnimmt, sondern sich vielmehr zu einer gewissen "Vorreiterrolle" hinsichtlich dieses methodischen Vorgehens bekennt. Unter anderem berufen sich diese Autoren auf die Untersuchungen von WIENS und ROTENBERRY (1981) an verschiedenen Steppenvögeln. Danach beinhaltet das System der Habitatwahl der untersuchten Arten eine Reihe von Untersystemen, die ihrerseits hierarchisch organisiert sind.

In diesem Sinne äußert sich auch MAUERSBERGER (1978), wenn er für die Habitatwahl eine Koppelung bestimmter Verhaltensweisen (z.B. Suchverhalten im Sinne von Appetenzen) mit bestimmten "Umweltbildern" annimmt, wobei er ein systemhaftes Zusammenwirken mehrerer Elemente vermutet.

Desweiteren führen KLOPFER und GANZHORN (im Druck) neuere sinnesphysiologische Ergebnisse bezüglich der Rolle der sensorischen Erfahrung während bestimmter sensibler Phasen an, deren Bedeutung für eine Habitatwahl bislang zu wenig beachtet wurde.

Schließlich sollten insbesondere migratorische Organismen im Stande sein, Lebensräume in Abhängigkeit ihrer Populationsdichte zu besiedeln (FRETWELL 1972). Bei einer "ideal freien Verteilung" (ideal free distribution; FRETWELL 1972) einer lokalen Population einer Art über verschiedene Lebensräume ist der durchschnittliche Fortpflanzungserfolg (Fitness) und somit die Habitatgüte in allen unterschiedlich dicht besiedelten Lebensräumen gleich.

Dabei wird angenommen, daß jedes Individuum dieser Population gleiche "Besiedlungschancen" hat ("freie" Individuen im Sinne von Chancengleichheit) und die Güte eines Habitats mit der Zahl der es besetzenden Tiere abnimmt. Revier- bzw. Territorialverhalten dient dann *n i c h t* der Dichtebegrenzung (keine Verteidigung von Ressourcen), sondern, wenn keine anderen dichteanzeigenden Parameter (density cues) ermittelt werden, lediglich der Abschätzung der Populationsdichte (z.B. KLUIJVER und TINBERGEN 1953).

Daß dieses "epideiktische Verhalten", ein Ausdruck, den WYNNE-EDWARDS (1962) für diese Funktion des Revierverhaltens in Zusammenhang mit der Idee der Gruppenselektion prägte, auch mit der Individual- bzw. Genselektion in Einklang gebracht werden kann, zeigt z.B. DAWKINS (1978). Danach dient das "epideiktische Verhalten" eben *n i c h t* der Regulierung der Populationsgröße "zum Wohle der Art", sondern vielmehr zur Steigerung der Individualfitness.

Nach dem Modell der "ideal freien Verteilung" sollten zunächst die besten Habitate besetzt werden; ab einer bestimmten Populationsdichte werden dann für neuankommende Individuen auch suboptimale Habitate attraktiv. Die weitere Auffüllung der Habitate erfolgt dann in der Weise, daß die Fitness in allen Habitaten annähernd gleich ist. Daten aus Untersuchungen von KLUIJVER und TINBERGEN (1953) an Meisen

in Holland scheinen diesem Modell der Habitatverteilung zu entsprechen.

Im Gegensatz zur "ideal freien Verteilung" ist eine "despotische Habitatverteilung" (ideal despotic distribution; FRETWELL 1972) dann gegeben, wenn Neuankömmlinge von bereits seßhaften Individuen in pessimale Lebensräume abgedrängt werden, in denen dann die Fitness geringer als in den Optimalhabitaten höherer Dichte ist. Das Revierverhalten dient in diesem Falle der Verteidigung von Ressourcen und somit der Dichtebegrenzung (z.B. HUXLEY 1934).

Beispiele für eine "despotische Habitatverteilung" verschiedener Vogelarten liefern u.a. die Untersuchungen von WATSON (1967) am Schottischen Moorschneehuhn (*Lagopus l. scoticus*; Phasianidae), die Studien von FRETWELL (1969) an verschiedenen Winterpopulationen des nordamerikanischen Junco (*Junco hyemalis*; Emberizidae) sowie die Untersuchungen von KREBS (1971) an Kohlmeisen.

Dient das Territorialverhalten lediglich der Dichteabschätzung und nicht der Verteidigung von Ressourcen, so können sich die einzelnen Individuen einer Population "frei" in ihrer Umwelt verteilen; werden hingegen Reviere und somit Ressourcen verteidigt, wird die beobachtete Habitatverteilung innerhalb der Population eine "despotische" sein. In vielen Fällen stellen die beobachteten Habitatverteilungen jedoch Mischungen aus "ideal freier" und "despotischer" Verteilung dar, da es unwahrscheinlich ist, daß selbst Mitglieder einer "ideal freien Population" bei der Ressourcennutzung völlig chancengleich sein werden (z.B. FRETWELL 1972). Unabhängig davon wird jedoch die Habitatwahl der meisten Organismen bei hoher Individuendichte stets "plastischer" sein (siehe auch SVÄRDSON 1949).

Ein Beispiel für eine "eingeschränkte" Habitatwahl, wofür weder morphologische noch ethologische Parameter verantwortlich gemacht werden können, liefert GREENBERG (1979, 1983). Danach können "Neophobien" aufgrund unterschiedlicher Predationswahrscheinlichkeiten in verschiedenen Lebensräumen für die Stereotypien bei der Habitat- und Nahrungswahl von bestimmten nordamerikanischen Waldsängern (*Dendroica* spp.; Parulidae) verantwortlich gemacht werden.

Grundsätzlich ist folgendes festzuhalten: die Habitatwahl hochentwickelter Wirbeltiere als wesentlicher Teil des Abbildungsprozesses der Umwelt ist eine zu komplexe Abstraktionsleistung des Organismus, als daß sie mit simplen "entweder- oder" - Modellen untersucht werden könnte.

Wohl aber ist es durchaus legitim, die ökologische Valenz einzelner Variablen aus der Fülle von Parametern, die als Habitatbildner für eine Art vermutet werden, im Rahmen von Zweifachwahlversuchen empirisch zu bestimmen.

Deshalb lag dieser Untersuchung auch eine Beschränkung in der Fragestellung in diesem Sinne zugrunde.

Um es nochmals deutlich zu sagen: eine Schlußfolgerung über das Habitatwahlverhalten des Teichrohrsängers bzw. über dessen Nischenbreite erscheint auf der Induktionsbasis eines Zweifachwahlversuches, bei dem zwei Kunsthabitate in Konkurrenz angeboten werden, kaum möglich. Jedoch bietet dieser methodische Ansatz der Auswahl und Veränderung ganz bestimmter, definierter Habitatparameter wie kein anderer die Möglichkeit, die Bedeutung der untersuchten Parameter für die Habitatwahl zu ermitteln. Ebenso sind klare Aussagen möglich, die die ontogenetische Entwicklung dieser Präferenz für den untersuchten Parameter betreffen. Insofern ergeben sich auch keine Diskrepanzen zu den Befunden von BAIRLEIN (1981), wonach die Nischenbreite diesjähriger Teichrohrsänger

signifikant größer ist als die alter Teichrohrsänger. Nach den vorliegenden experimentellen Befunden ist die Vorliebe für vertikale Raumstrukturen bei Jungvögeln bereits in einem sehr frühen Stadium der Ontogenie ausgebildet und erscheint kaum mehr veränderbar. Außerdem wird diese Präferenz auch während der Wintermonate beibehalten. Solche Anforderungen erfüllen jedoch verschiedene Lebensräume. Wie immer zukünftige potentielle Lebensräume des Teichrohrsängers aussehen mögen: nach den vorliegenden Befunden erscheint die Voraussage berechtigt, daß aufgrund der morphologischen Zwänge (constraints) und der relativ geringen ethologischen Plastizität das Vorhandensein vertikaler Strukturelemente als unabdingbare Voraussetzung für eine erfolgreiche Besiedelung zu gelten hat.

5. Zusammenfassung:

Bei der ontogenetischen Entwicklung von Habitatpräferenzen interessiert u.a. die Frage, welche Bedeutung dabei neben den stammesgeschichtlichen Anpassungen der Arten der individuellen Erfahrung zukommt, die junge Individuen mit der Umwelt machen.

In der vorliegenden Untersuchung wird der Einfluß verschiedener standardisierter Aufzuchtbedingungen auf die Habitatwahl junger Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*) und junger Heckenbraunellen (*Prunella modularis*) dargestellt.

Als ein allgemeines kennzeichnendes Strukturmerkmal von Rohrsängerhabitaten kann das Vorhandensein von Vertikalelementen gelten. 6-7 Tage alte Teichrohrsängernestlinge wurden daher in Käfigen aufgezogen, die entweder nur senkrecht Gestänge, nur waagerechtes Gestänge oder beides enthielten. In anschließenden Wahlversuchen zeigten die Vögel generell eine Bevorzugung vertikaler Strukturelemente gegenüber horizontalen, wobei innerhalb von 3 Tagen eine von der Aufzuchtsituation unabhängige signifikante Zunahme dieser Präferenz festgestellt werden konnte. Eine Verknüpfung von Futter als positiver Verstärker und waagerechten Sitzstangen bei einer weiteren Versuchsgruppe hatte nur einen geringfügigen Einfluß auf die Attraktion der Horizontalelemente.

Danach beinhaltet das System der Habitatwahl beim Teichrohrsänger eine deutliche Präferenz für vertikale Strukturelemente passend zur artspezifischen Morphologie mit einem hohen Grad an Angeborenheit. Eigenerfahrungen des Jungvogels verstärken dabei diese Präferenz.

Zusätzliche Wahlversuche während der Monate Oktober bis Dezember, für die die Vögel der Versuchsserie Juli bis September nochmals verwendet wurden, ergaben ein nahezu identisches Verteilungsmuster. Nach diesen experimentellen

Befunden bleibt die Präferenz für vertikale Strukturelemente auch auf dem Zuge bzw. im afrikanischen Überwinterungsgebiet bestehen, obwohl dort die Bindung an Röhrichte weniger obligatorisch ist als in der Brutheimat. Es werden dort auch andere Vegetationstypen und Pflanzengesellschaften besiedelt, wobei möglicherweise Verfügbarkeit des Lebensraumes und Konkurrenz mit den anderen Arten eine Rolle spielen.

Junge Heckenbraunellen, die vergleichend dazu in Käfigen mit nur waagerechtem bzw. senkrechtem Gestänge aufgezogen wurden, erwiesen sich in anschließenden Wahlversuchen als ausgesprochene "Bodenvögel" mit einem zu vernachlässigenden Anteil lokomotorischer Nutzung des senkrechten Gestänges.

Eine methodische Alternative zur Untersuchung des Habitatwahlverhaltens der Heckenbraunelle wird vorgeschlagen; mögliche Ansätze dazu werden diskutiert.

L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

- ALBERS, P.H. (1978): Habitat selection by breeding red-winged blackbirds. *Wilson Bull.* 90 (4): 619-634.
- BAKER, J.R. (1938): The evolution of breeding seasons. G.R. DE BEER: Evolution essays on aspects of evolutionary biology presented to E.S. Goodrich, Oxford: 161-177.
- BAIRLEIN, F. (1981): Ökosystemanalyse der Rastplätze von Zugvögeln: Beschreibung und Deutung der Verteilungsmuster von ziehenden Kleinvögeln in verschiedenen Biotopen der Stationen des "Mettnau-Reit-Illmitz-Programmes". *Ökol. Vogel* 3, Sonderh.: 7-137.
- BERNDT, R. u. H. STERNBERG (1969): Über Begriffe, Ursachen und Auswirkungen der Dispersion bei Vögeln. *Vogelwelt* 90: 41-53.
- BERNDT, R. u. W. WINKEL (1978): Zur Definition der Begriffe Biotop, Zootop, Ornitop - Ökoschema, Monoplex, Habitat. *Vogelwelt* 99: 141-146.
- BEZZEL, E. (1977): Ornithologie. Ulmer, Stuttgart.
- BORTZ, J. (1979): Lehrbuch der Statistik. Springer, Berlin Heidelberg, New York.
- CASSIDY, J. (1979): Half a century of the concepts of innateness and instinct: Survey, synthesis and philosophical implications. *Z. Tierpsychol.* 50: 364-386.
- CATCHPOLE, C.K. (1972): A comparative study of territory in the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and sedge warbler (*A. schoenobaenus*). *J. Zool. London* 166: 213-231.
- CATCHPOLE, C.K. (1974): Habitat selection and breeding success in the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*). *J. Anim. Ecol.* 43: 363-380.

- CODY, M.L. u. H. WALTER (1976): Habitat selection and inter-specific interactions among mediterranean sylviid warblers. *Oikos* 27: 210-238.
- DAWKINS, R. (1978): *Das egoistische Gen*.
Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- DOWSETT, R.J. und F. DOWSETT-LEMAIRE (im Druck): The european reed and marsh warblers (*Acrocephalus scirpaceus* and *palustris*) in Africa. *Ostrich*.
- FRETWELL, S.D. (1969): Dominance behavior and winter habitat distribution in juncos (*Junco hyemalis*).
Bird Banding 40: 1-25.
- FRETWELL, S.D. (1972): *Populations in a seasonal environment*.
Monogr. Pop. Biol. No 5, Princeton Univ. Press.
- GLÜCK, E. (1984): Habitat selection in birds and the role of early experience.
Z. Tierpsychol. 66: 45-54.
- GREENBERG, R. (1979): Body size, breeding habitat and winter habitat exploitation systems in *Dendroica*.
Auk 96: 756-766.
- GREENBERG, R. (1983): The role of neophobia in determining the degree of foraging specialization in some migrant warblers.
Am. Nat. 122: 444-453.
- HEBRARD, J.J. (1978): Habitat selection in two species of *Spizella*: A concurrent laboratory and field study.
Auk 95: 404-410
- HILDEN, O. (1965): Habitat selection in birds.
Ann. Zool. Fenn. 2: 53-75.
- HUXLEY, J.S. (1934): A natural experiment on the territorial instinct. *Brit. Birds* 27: 270-277.

- IMMELMANN, K. (1973): Role of the environment in reproduction as source of "predictive" information. In D.S. FARNER (ed.): Breeding biology of birds, 121-147
Nat. Acad. Sci., Washington, D.C.
- IMMELMANN, K. (1975): Ecological significance of imprinting and early learning. Ann. Rev. Ecol. Syst. 6: 15-37.
- IMMELMANN, K. (1982): Wörterbuch der Verhaltensforschung. Parey, Hamburg, Berlin.
- JACOBS, F.C. (1981): How heritable is innate behaviour ? Z. Tierpsychol. 55: 1-18.
- JAMES, F.C. (1971): Ordinations of habitat relationships among breeding birds. Wilson Bull. 83: 215-236.
- JILKA, A. u. B. LEISLER (1974): Die Einpassung dreier Rohrsängerarten (*Acrocephalus schoenobaenus*, *A. scirpaceus*, *A. arundinaceus*) in ihre Lebensräume in bezug auf das Frequenzspektrum ihrer Reviergesänge. J. Orn. 115 (2): 192-212.
- KLOMP, H. (1953): De Terreinkeus van de Kievit, *Vanellus vanellus* (L.). Ardea 41: 1-139.
- KLOPFER, P.H. (1963): Behavioral aspects of habitat selection: a: the role of early experience. Wilson Bull. 75 (1): 12-22.
- KLOPFER, P.H. (1965): Behavioral aspects of habitat selection: b: a preliminary report on stereotypy in foliage preferences in birds. Wilson Bull. 77: 376-381.
- KLOPFER, P.H. u. J.P. HAILMAN (1965): Habitat selection in birds. Advances in the study of behavior 1: 279-303.
- KLOPFER, P.H. u. J.U. GANZHORN (im Druck): Habitat selection: behavioral aspects. In M.L. CODY (ed.): Habitat selection in birds. Academic Press, New York, London.

- KLUYVER, H.N., u. L. TINBERGEN (1953): Territory and regulation of density in titmice. Arch. Neerl. Zool. 10: 265-286.
- KREBS, J.R. (1971): Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L. Ecology 52: 2-22.
- LACK, D. (1933): Habitat selection in birds, with special reference to the effects of afforestation on the Breckland avifauna. J. Anim. Ecol. 2: 239-262.
- LACK, D. (1944): Ecological aspects of species-formation in passerine birds. Ibis 86: 260-286.
- LACK, D. (1949): The significance of ecological isolation. G.L. JEPSEN, E. MAYR u. G.G. SIMPSON: Genetics, paleontology and evolution, Princeton.
- LEISLER, B. (1975): Die Bedeutung der Fußmorphologie für die ökologische Sonderung mitteleuropäischer Rohrsänger (*Acrocephalus*) und Schwirle (*Locustella*). J. Orn. 116: 117-153.
- LEISLER, B. (1977): Ökomorphologische Aspekte von Speziation und adaptiver Radiation bei Vögeln. Vogelwarte 29: Sonderh.: 136-153.
- LEISLER, B. (1980): Morphological aspects of ecological specialization in bird genera. Ökol. Vogel 2: 199-220.
- LEISLER, B. (1981): Die ökologische Einnischung der mitteleuropäischen Rohrsänger (*Acrocephalus*, *Sylviinae*) I. Habitattrennung. Vogelwarte 31: 45-74.
- LEISLER, B., G. HEINE u. K.H. SIEBENROCK (1983): Einnischung und interspezifische Territorialität überwinternder Steinschmätzer. J. Orn. 124: 393-413.
- LINDER, A. u. W. BERCHTHOLD (1976): Statistische Auswertung von Prozentzahlen. Ulmer, Basel, Stuttgart.

- LÖHRL, H. (1959): Zur Frage des Zeitpunktes einer Prägung auf die Heimatregion beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*). J. Orn. 100: 132-140.
- MAUERSBERGER, G. (1974): (Text zur Karte von *Prunella modularis*) In: STRESEMANN, E. et al., Atlas der Verbreitung palaearktischer Vögel. 4. Lief. Berlin.
- MAUERSBERGER, G. (1978): Über das ökologische Wirkungsfüge der Art und die Begriffe Nische und Ökon. Mitt. Zool. Mus. Berlin, Suppl. Bd. 54 Ann. Orn. 2: 57-104.
- MAYR, E. (1964): The evolution of living systems. Proc. Nat. Acad. Sci. US 51: 934-941.
- MAYR, E. (1974): Behavior programs and evolutionary strategies. Amer. Scientist 62: 650-659.
- ORNITHOLOGISCHE ARBEITSGEMEINSCHAFT BODENSEE (Herausgeber) (1983): Die Vögel des Bodenseegebietes. DBV, Konstanz.
- OSCHE, G. (1973): Ökologie. Grundlagen - Erkenntnisse, Entwicklungen der Umweltforschung. Herder, Freiburg, Basel, Wien.
- PARTRIDGE, L. (1974): Habitat selection in titmice. Nature, Lond. 247: 573-574.
- PARTRIDGE, L. (1976a): Some aspects of the morphology of blue tits (*Parus caeruleus*) and coal tits (*P. ater*) in relation to their behaviour. J. Zool. Lond. 179: 121-133.
- PARTRIDGE, L. (1976b): Individual differences in feeding efficiencies and feeding preferences of captive great tits. Anim. Behav. 24: 230-240.
- PARTRIDGE, L. (1976c): Field and laboratory observations on the foraging and feeding techniques of blue tits (*Parus caeruleus*) and coal tits (*P. ater*) in relation to their habitats. Anim. Behav. 24: 543-544.
- PARTRIDGE, L. (1978): Habitat selection. In J.R. KREBS u. N.B. DAVIES (eds.): Behavioural Ecology: 317-350 Blackwell, Oxford.

- PARTRIDGE, L. (1979): Differences in behaviour between blue and coal tits reared under identical conditions. Anim. Behav. 27: 120-125.
- PEITZMEIER, J. (1942): Die Bedeutung der ökologischen Beharrungstendenz für faunistische Untersuchungen. J. Orn. 90: 311-322.
- PEITZMEIER, J. (1949): Über nichterbliche Verhaltensweisen bei Vögeln. E. MAYR u. E. SCHÜZ: Ornithologie als biologische Wissenschaft. Heidelberg: 204-210.
- PEITZMEIER, J. (1952): Ökologische Umstellung und starke Vermehrung des großen Brachvogels (*Numenius arquata* L.) im Oberen Emsgebiet. Natur und Heimat 12 (3): 1-4.
- PEUS, F. (1951): Nüchterne Analyse der Massenvermehrung der Misteldrossel (*Turdus viscivorus* L.) in Nordwesteuropa. Bonner Zool. Beitr. 2: 55-82.
- REICHHOLF, J. (1973): Die Bestandsentwicklung bei Drossel- (*Acrocephalus arundinaceus*) und Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*) in einem Kontrollgebiet am unteren Inn. Anz. orn. Ges. Bayern 12: 210-213.
- RUWET, J.C. (1964): Quelques exemples de separation ecologique d'especes congeneriques sympatriques desl'avifaune katangaise. Gerfaut 54: 159-166.
- SACHS, L. (1971): Statistische Auswertungsmethoden. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- SCHERNER, E.R. (1977): Möglichkeiten und Grenzen ornithologischer Beiträge zu Landeskunde und Umweltforschung am Beispiel der Avifauna des Solling. Diss. Uni. Göttingen.
- SVÄRDSON, G. (1949): Competition and habitat selection in birds. Oikos 1: 157-174.

- WADDINGTON, C.H. (1975): The evolution of an evolutionist.
Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
- WATSON, A. (1967): Territory and population regulation in
the red grouse. *Nature* 215: 1274-1275.
- WEBER, E. (1980): Grundriß der biologischen Statistik.
Fischer, Stuttgart, New York.
- WECKER, S.C. (1963): The role of early experience in habitat
selection by the prairie deer mouse, *Peromyscus*
maniculatus bairdi. *Ecol. Monogr.* 33: 307-325.
- WECKER, S.C. (1964): Habitat selection. *Sci. Amer.* 211:
109-116.
- WIENS, J.A. (1972): Anuran habitat selection: early
experience and substrate selection in *Rana cascadae*
tadpoles. *Anim. Behav.* 20: 218-220.
- WIENS, J.A. u. J.T. ROTENBERRY (1981): Habitat associations
and community structure of birds in shrubsteppe
environments. *Ecol. Monogr.* 51 (1): 21-41.
- WITHERBY, H.F., F.C.R. JOURDAIN, N.F. TICEHURST u. B.W.
TUCKER (1965): *Hand. Brit. Birds.*
London 2.
- WITT, K. (1972): Sommervögel am Tegeler Fließ in West-
Berlin 1971. *Berliner Naturschutzblätter* 16:
587-591.
- WYNNE-EDWARDS, V.C. (1962): Animal dispersion in relation to
social behaviour. Edinburgh, Oliver and Boyd.

L e b e n s l a u f

Am 20. April 1948 wurde ich, Hans-Willy Ley, als Sohn der Eheleute Willy Ley und Josefine Ley, geb. Goebel, in Bendorf/Rh. geboren.

Nach dem Besuch der dortigen Volksschule absolvierte ich eine dreijährige Gärtnerlehre im elterlichen Gartenbaubetrieb sowie in Koblenz, die ich 1965 mit der bestandenen Gärtnergehilfenprüfung abschloß.

Von 1965 bis 1967 besuchte ich die Landwirtschaftliche Berufsaufbauschule in Bad Kreuznach und erlangte dort die Fachschulreife.

Von 1967 bis 1970 schloß sich ein Studium an der Hessischen Lehr- und Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau (Ingenieurakademie, jetzt Fachhochschule) in Geisenheim an. 1970 erwarb ich dort nach bestandem Vorexamen (1968) und Hauptexamen (1970) den Titel "Ingenieur grad." und somit die Berechtigung zum Studium an einer Hochschule des Landes Berlin.

Im Sommersemester 1970 begann ich mein Biologiestudium an der Freien Universität Berlin. Nach bestandender Diplomvorprüfung (1972) und absolviertem Hauptstudium fertigte ich bei Prof. Dr. B. Schricker eine Diplomarbeit an mit dem Titel: Vergleichende Untersuchungen zum Sehvermögen und zur Orientierung von Drohnen des Normaltyps und der Augenformmutante "eyeless" der Honigbiene *Apis mellifera*. Nach bestandener Diplomprüfung erwarb ich 1978 den akad. Grad "Diplombiologe".

Seit 1980 bin ich als externer Doktorand von Prof. Dr. B. Schricker am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Vogelwarte Radolfzell, wo ich die vorliegende Dissertation unter der fachlichen Betreuung von Dr. B. Leisler angefertigt habe.

Radolfzell, 20.4.85

Unterschrift:

Manfred Gey

